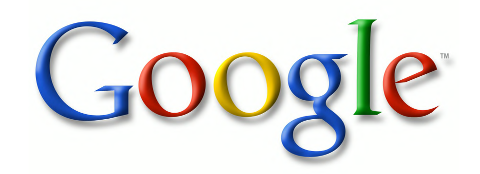




Die Statocyste der Heteropoden

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät

der Universität Heidelberg

vorgelegt

von

Sergeï Tschachotin

Mit 5 Tafeln und 15 Figuren im Text

Leipzig
Wilhelm Engelmann
1908

Sonderabdruck aus: »Zeitschrift für wissensch. Zoologie« Bd. XC S. 343—422.

Inhaltsübersicht.

I. Einleitung.

Das Objekt, dessen Studium mir mein hochverehrter Lehrer, Herr Professor BÜTSCHLI, empfohlen hatte, ist schon öfters Gegenstand von Erörterungen und Untersuchungen gewesen, wohl deshalb, weil es relativ groß und schön ist und weil es vermöge seiner vollkommenen Durchsichtigkeit auf die Forscher stets eine gewisse Anziehungskraft ausübte. Schon LEUCKART (1854, 35), GEGENBAUR (1855, 23), LEYDIG (1863, 36), BOLL (1869, 9) und RANKE (1875, 41, 42) beschäftigten sich eingehend mit dem Bau und der Funktion des Organs bei der erwähnten Molluskenklasse, aber erst CLAUS (1876, 12, 13) gelang es, in einer schönen Arbeit mit dem ihm eigentümlichen Scharfsinn die Tatsachen genauer zu beschreiben und sie richtig zu würdigen, so daß seine Abbildung der Heteropoden-Statocyste als klassisches Beispiel dieses Organs bei Mollusken überhaupt in alle Lehrbücher aufgenommen wurde, und man allgemein der Meinung war, die Verhältnisse seien nach CLAUS' Bearbeitung derart geklärt, daß eine Neubearbeitung ganz überflüssig schien. Dadurch erklärt sich, daß seit CLAUS kein einziger Forscher, soviel mir bekannt, dies wunderschöne Objekt zum Gegenstand eingehender Studien machte. In der neuesten Zeit beschäftigten sich wiederum einige Forscher damit, aber nur flüchtig: so versuchten SOLGER (1899, 46) und RETZIUS (1901, 43) die vitale Methylenblaufärbung an ihm, und ILYIN (1900, 30, 31) stellte physiologische Experimente an Pterotracheen an, um die Frage nach seiner Funktion zu ermitteln.

Mein hochverehrter Lehrer, Herr Prof. BÜTSCHLI, hatte recht: das Objekt hat sich trotz der CLAUSschen Arbeit der Untersuchung wert erwiesen, ja es hat sich eine ganze Reihe neuer Tatsachen, morphologischer wie physiologischer, ergeben, sowie daß gewisse Angaben und Annahmen von CLAUS irrig waren und der Berichtigung bedürfen.

Da die ältere Literatur über die Heteropoden-Statocyste in den

Arbeiten von RANKE (41) und CLAUS (12) angeführt und kritisch besprochen wurde, und da seit CLAUS, wie gesagt, fast gar nichts Neues darüber erschien, so verweise ich auf obige Arbeiten und gehe direkt zur Beschreibung der von mir gebrauchten Methodik und der Ergebnisse meiner Untersuchungen über.

II. Methodik.

Entsprechend den beiden Zielen, die ich in vorliegender Arbeit verfolgte, einerseits der Ergründung des morphologischen Baues, anderseits der physiologischen Bedeutung des Organs und seiner einzelnen Teile, müssen auch die Methoden, deren ich mich dabei bediente, in zwei Gruppen geteilt werden: in morphologische und physiologische.

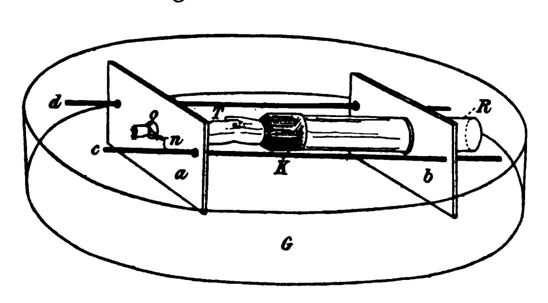
Von den ersteren wurde zunächst das Studium der Statocysten in toto, sowohl in situ als auspräpariert, an lebendem und fixiertem Material verwertet. Als Fixierungsmittel verwendete ich dabei Formol, Sublimat-Formol, Sublimat, Sublimat-Essigsäure, Liq. Perenyi, FLEMMINGsche Flüssigkeit, Osmiumsäure 1%ig und 0,1%ig, HERMANNS Gemisch und schließlich noch 1%iges Kaliumbichromat nach Angabe von BOLL (9, S. 81). Die mit letzteren vier Fixiermitteln behandelten Objekte konnten zum Teil ungefärbt untersucht werden; in andern Fällen wandte ich verschiedene Färbemethoden an, von welchen vorzüglich Boraxkarmin, DELAFIELDS Hämatoxylin, Hämalaun und besonders HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin, das ausgezeichnete Dienste leistete, verwendet wurden. Auch APÁTHYS Vorvergoldungsmethode (vgl. LEE u. MAYER 33, § 373), sowie die vitale Methylenblaufärbung wurden mit Erfolg probiert; in letzterem Fall wurde das Tier in Seewasser, das mit Methylenblau mäßig dunkel gefärbt war, auf ein paar Stunden eingelegt und dann in frischem Seewasser untersucht. In diesem Fall, wie überhaupt bei Lebenduntersuchung, wurden die Statocysten entweder auf dem Objektträger isoliert untersucht, oder am ganzen Tier, das in einem zu dem Zweck konstruierten, weiter unten zu beschreibenden Fixiergestell immobilisiert war, wenn es sich darum handelte, dies lebende Organ in situ intakt zu beobachten.

Weiter wandte ich Zerzupfungs- und Macerationsverfahren mit verschiedenen Mitteln an, von welchen mir das HERTWIGsche Osmium-Essigsäure-Gemisch (LEE u. MAYER, 33, § 527) die besten Dienste leistete. Schließlich wurde das Objekt auch auf Schnitten studiert, die mit Boraxkarmin-Bleu de Lyon, Boraxkarmin-Osmiumsäure-Holz-

essig und Boraxkarmin-Hämatoxylin-chromsaurem Kali, beides nach Prof. SCHUBERG (45, S. 190), dann auch mit Hämalaun-Eosin und besonders mit Eisenhämatoxylin gefärbt wurden.

Für physiologische Zwecke wurden erstens isolierte Statocysten unter dem Deckglas beobachtet, zweitens in situ in dem oben erwähnten Fixiergestell und schließlich wurden mit den Tieren noch ein Reihe von Experimenten angestellt, indem ich ihnen eine oder beide Statocysten exstirpierte, oder auch verschiedene Nerven oder Ganglien durchschnitt und die dabei auftretenden neuen bzw. Ausfallserscheinungen verfolgte. Letzteres Verfahren nebst der vitalen Methylenblaufärbung und Studium der Serienschnitte gaben mir auch die Möglichkeit die Grundzüge des Faserverlaufes im Cerebralganglion zu ermitteln. Da in der Umgebung dieses Ganglions die von ihm abgehenden Nerven mit ihren Zweigen, sowie Bindegewebs- und Muskelzüge ein höchst kompliziertes Gewirr darstellen, so versuchte ich mit Erfolg die Entwirrung dieses Durcheinanders durch Anfertigung eines Modells aus Modellierton usw. herbeizuführen und so das Wesentliche aus diesem Gewirr herauszuschälen und hervorzuheben.

Auch wurden den Tieren einige Gifte, wie Curare, Strychnin, injiziert und ihre Wirkung auf die Statocyste in dem nun zu beschreibenden Fixiergestell beobachtet. Dieses letztere besteht, wie die beigefügte Textfig. 1 näher erläutert, aus zwei Holzplatten *a* und *b*, die miteinander durch zwei starke Metalldrähte *c* und *d* verbunden sind, in solcher Weise, daß sie auf denselben gegeneinander verschoben werden können; die eine von diesen Holzplatten (*b*) ist von einem größeren Loch durchbohrt, in welchem ein Glasrohr *R* steckt; in dieses Glasrohr wird das Tier *T* hereingeschoben und mittels eines Kautschukschlauchstückes *K* am Ausschlüpfen verhindert; der Rüssel des Tieres wird durch ein kleines Loch *o* in der Platte *a* gezogen und hier mit einer Fadenschlinge am Stift *n* festgebunden. Das ganze Gestell samt dem Tiere wird nun in ein mit Seewasser gefülltes Gefäß *G*, das auf den Objekttisch des Mikroskopes kommt, gestellt; durch Drehen



Textfig. 1.
Fixiergestell zur Beobachtung der Statocysten in situ beim lebenden Tier. Erklärung im Text.

des Rohres *R* um seine Längsachse kann das Tier in eine beliebige Stellung gebracht und die Statocysten von allen Seiten aus beobachtet werden.

Schließlich muß ich noch die mikrochemischen Methoden, deren ich mich bei der Untersuchung des Statolithen bediente und die in dem betreffenden Kapitel näher angegeben werden, erwähnen.

Was das untersuchte Material anbelangt, so benutzte ich hauptsächlich *Pterotrachea coronata* und *mutica*, auch ein Exemplar der sehr seltenen *Pterotrachea scutata*, ferner *Carinaria mediterranea*; vergleichsweise wurden zuweilen auch *Firoloides Desmaresti*, *Firolella* sp. und *Atlanta Peroni* hinzugezogen.

III. Untersuchung.

A. Morphologie der Statocyste.

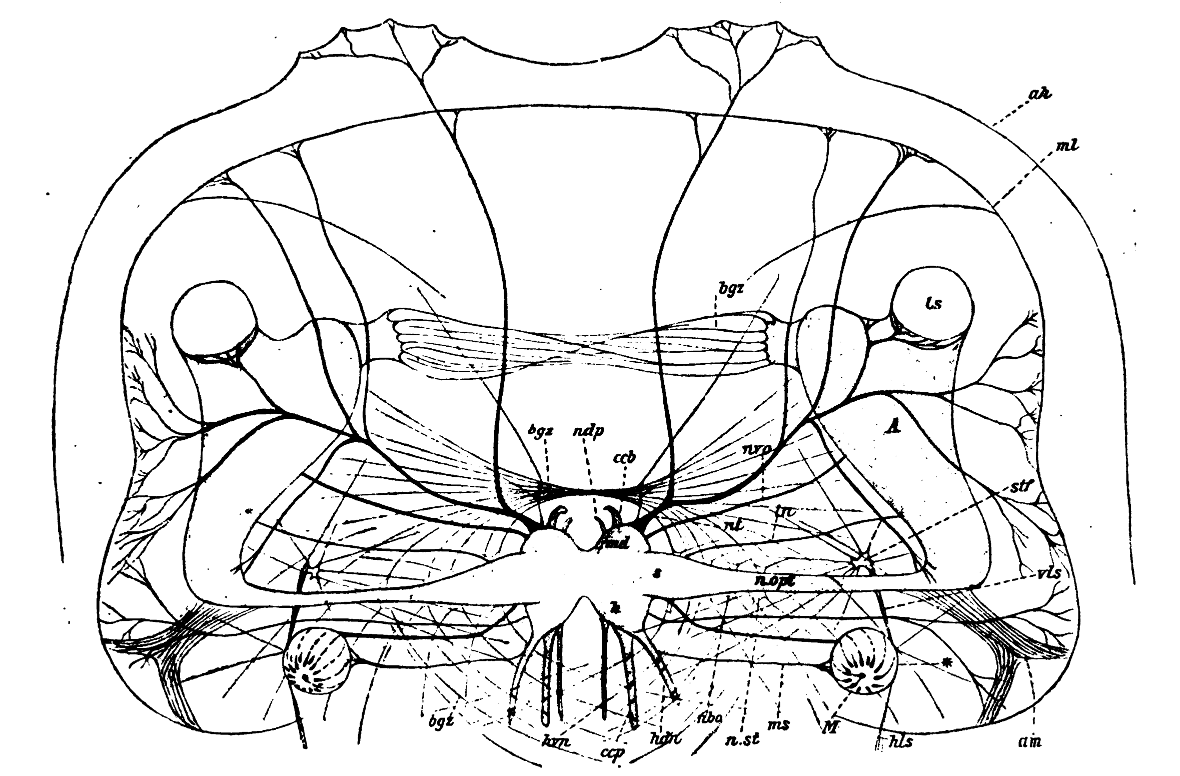
1. Die Lage.

Bekanntlich sind die Statocysten bei den Heteropoden als zwei glashelle, blasenartig-kugelige Gebilde in der Nähe des Cerebralganglions, etwas caudalwärts von demselben, aufgehängt und durch Faserzüge an den umgebenden Wänden der Körperhöhle befestigt, wie aus Textfig. 2 ersichtlich ist.

Von der ventralen[1], physiologisch aber dorsalen Seite (denn die Tiere schwimmen bekanntlich mit der Flosse, die dem Fuße der übrigen Mollusken entspricht, nach oben) tritt zu jeder Statocyste (*), von medianwärts kommend, der Nervus acusticus, oder besser staticus (*n.st*), und überzieht nun, sich strahlig in zwölf bis sechzehn Meridianzüge auflösend (*nm* in Taf. XX, Fig. 2), deren Oberfläche bis zu dem entgegengesetzten, morphologisch dorsalen Pol der Blase, wo das Epithel eine verdickte Stelle, die sogenannte Macula, bildet und wo diese Nervenfasern direkt in die sich hier befindlichen Sinneszellen übergehen. Diese auf den ersten Blick merkwürdig erscheinende Lage der Macula, die dem Nervenzutritt gegenüber liegt, dürfte vielleicht, wie weiter unten dargelegt wird, ihre Erklärung in der bekannten eigentümlichen Haltung der Heteropoden, mit der ursprünglichen Bauchseite nach oben, finden. Streng genommen, liegt der Nervenzutritt nicht ganz genau

---

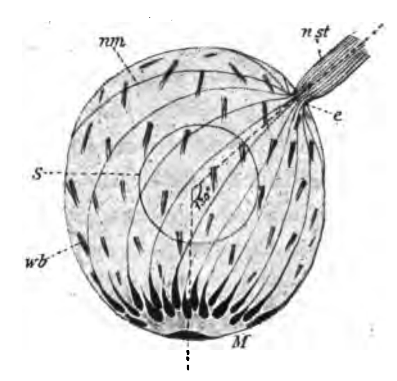
[1] Hier und überall weiter unten, wo nicht ausdrücklich das Gegenteil bemerkt, beziehen sich die Bezeichnungen d o r s a l, v e n t r a l, r e c h t s und l i n k s auf die ursprüngliche, morphologisch richtige Lage, d. h. mit der Flosse nach unten.



Textfig. 2. ***Pterotrachea mutica.*** Gesamtansicht des Cerebralganglions und seiner Umgebung in situ von der Dorsalseite[1] aus betrachtet. Lebendes Tier. Vergr. etwa 30. ***A***, Auge; ***ah***, äußere Körperdecke; ***am***, Augenmuskel; ***bgz***, Bindegewebszüge; ***ccb***, Commissura cerebro-buccalis; ***ccp***, Commissura cerebro-pedalis; ***h***, hintere Portion des Cerebralganglions; ***hdn***, hinterer dorsaler Nerv; ***hls***, hinterer Lateralstrang; ***hvn***, hinterer ventraler Nerv; ***ln***, feiner lateraler Nerv; ***ls***, Linse; ***M***, Macula; ***md***, dorsale Portion des Ganglions; ***ml***, Körpermuskulatur; ***ms***, Medianstrang; ***nbo***, Nervus basalis oculi; ***ndp***, Nervus dorsalis proboscidis; ***n.opt***, Nervus opticus; ***n.st***, Nervus staticus; ***nt***, Nervus tentaculorum; ***nvo***, Nervus ventralis oculi; ***s***, seitliche Portion des Cerebralganglions; ***stf***, bindegewebige Bildung, an der sich der vordere Lateralstrang anheftet; ***vls***, vorderer Lateralstrang; *, Statocyste.

[1] s. Anm. S. 7.

ventral, also nicht genau entgegengesetzt der dorsal sich befindenden Macula, wie es CLAUS (12, S. 110) und andre Forscher angaben, sondern ist etwas medianwärts verschoben, wodurch die median gelegenen Fasermeridiane kürzer erscheinen als die lateralen und sich an der Statocyste somit eine gewisse Asymmetrie kundgibt. Textfig. 3 soll dies näher erläutern. Der Winkel, der von dem durch das Centrum der Macula geführten Durchmesser mit der ideellen Verlängerung des Nerven gegen den Mittelpunkt der Blase gebildet wird, beträgt ungefähr 130 bis 140°. An seiner Zutrittsstelle besitzt der Nervus staticus eine gewöhnlich geringe Einschnürung: sie ist manchmal kaum angedeutet (Taf. XX, Fig. 1), kann auch ganz fehlen (Taf. XXIII, Fig. 40), meist ist sie aber recht scharf ausgeprägt (*e* in Textfig. 3 u. 11, auch Taf. XX, Fig. 2).



Textfig. 3.
Halbschematische Zeichnung, die Asymmetrie der Statocyste erläuternd. *e*, Einschnürung des Nervus staticus; *M*, Macula; *nm*, Nervenfasermeridiane; *n.st*, Nervus staticus; *S*, Statolith, durchschimmernd; *wb*, Wimperborsten.

2. Bau der Statocyste.

a. Hüllkapsel.

Wenn wir uns nun zu der Statocyste selbst wenden, so können wir an ihr von außen nach innen nach CLAUS folgende Schichten unterscheiden: zunächst eine zu äußerst gelegene homogene, bindegewebige Hüllkapsel, die die ganze Blase allseitig umgibt und an der Zutrittsstelle des Nerv. staticus direkt in dessen Scheide übergeht (Taf. XX, Fig. 7 *hk*, *ns*); sie ist ziemlich fest und läßt keine besondere Struktur, etwa Fasern usw. erkennen, sondern erscheint glashell und homogen; zuweilen kann sie bei der Präparation schrumpfen, sich in Falten legen oder auch, was aber seltener eintritt, sich von den darunter liegenden Schichten abheben. Von Zellen oder Kernen, die etwaige Zellreste darstellen würden, ist darin nichts nachzuweisen, weshalb es möglich erscheint, daß sie ein Abscheidungsprodukt der Epithelzellen der Blasenwand darstellt. Allerdings würde der kontinuierliche Übergang dieser Hüllwand in die Nervenscheide eher dafür sprechen, daß es sich hier auch um eine von besonderen mesodermalen Zellen

ausgehende Bildung handelt. Während man aber im Nerv. staticus hier und da, unterhalb der Scheide, also peripher, Zellkerne (*k*) antrifft, wie es die Fig. 6, Taf. XX, lehrt, die wohl Reste von Zellen darstellen, die an der Bildung der Scheide teilgenommen haben, kann man an der Hüllkapsel der Statocyste nichts derartiges wahrnehmen; allerdings ist der Nachweis eventuell vorhandener solcher Zellreste in letzterem Fall sehr erschwert, ja vielleicht überhaupt unmöglich, denn unterhalb der Kapsel liegt die epitheliale Zellschicht, in der man nur zwei Zellarten zu unterscheiden imstande ist; es ist aber nicht vollkommen ausgeschlossen, obgleich wenig wahrscheinlich, daß eventuell auf jüngeren Stadien vorhandene mesodermale Zellen, die die Kapselwand erzeugten, später in die Epithelschicht einbezogen werden könnten und vielleicht einen Teil von deren sogenannten indifferenten Zellen bildeten. Dies könnte vielleicht auf ontogenetischem Weg entschieden werden, leider fehlte mir aber dazu entwicklungsgeschichtliches Material.

b. Nervenfaserschicht.

Auf die beschriebene Hüllkapsel folgt nach Claus (12) eine Nervenfaserschicht; es scheint mir aber, daß man eigentlich von einer zusammenhängenden Schicht nicht reden kann, denn der Nerv. staticus zerfällt wie oben bemerkt, in meridianartig über die Statocyste, zwischen der Hüllkapsel und dem Epithel hinziehende Faserzüge, die also zwischen sich ebenfalls meridianartig gegen die Macula verlaufende Felder freilassen, wo die Epithelschicht in direkter Berührung mit der Hüllkapsel steht (Taf. XX, Fig. 2). Der Übergang des Nerv. staticus in diese Meridianfaserzüge der Statocyste ist aus der Fig. 7, Taf. XX, auf einem sagittalen Schnitt, und die Ausbreitung der Nervenfasern unterhalb der Hüllkapsel ist schön auf der Fig. 4, Taf. XX, deren oberer Teil *Q* einen Quer-, der untere *Fl* einen Flächenschnitt darstellen, ersichtlich.

Die über die Statocyste ausstrahlenden Nervenfasern sind öfters mit Nodositäten besetzt, die schon Claus (12, S. 108) gesehen hatte und an welchen Solger (46, S. 70) metachromatische Erscheinungen bei der vitalen Methylenblaufärbung beobachten konnte; allerdings hält er sie für außerhalb der Nervenfibrillen gelegene Granula. Metachromasie sah ich auch daran; da ich sie aber immer nur im Verlauf der Nervenfibrillen angetroffen zu haben glaube, so halte ich sie für postmortale Erscheinungen an den Nervenfasern im Biedermannschen Sinne; je frischer das Objekt ist, desto weniger und desto kleinere solche Kügelchen trifft man im Verlauf der Fasern an; mit der Zeit



werden sie viel zahlreicher und können sich auch zu größeren Tropfen zusammenballen. Die fraglichen Gebilde (*nd*) sind in den Fig. 34, Taf. XXII, 8 und 2 Taf. XX und 36 Taf. XXIII, zu sehen, bei starker Vergrößerung auf Fig. 35, Taf. XXII. Die letztere Abbildung zeigt auch, daß größere Anschwellungen selbst oft aus mehreren kleineren Tröpfchen sich zusammensetzen. Es handelt sich also jedenfalls um nachträgliche postmortale Zerfallserscheinungen.

Zwischen den einzelnen Meridianen von Nervenfaserbündeln sieht man nicht selten vereinzelte Fasern, die von einem Bündel zu dem benachbarten hinübertreten und in letzterem ihren Weg zur Macula fortsetzen (siehe *ü* in Taf. XX, Fig. 2). Von den Meridianbündeln lösen sich auch feine Fasern ab, die zu den weiter unten zu beschreibenden platten Wimperborstenzellen ziehen und sie innervieren (*nfb* in Fig. 40, Taf. XXIII, 34, Taf. XXII und 36, Taf. XXIII). Auch diese Nervenfasern können Nodositäten (*nd*) aufweisen.

In der Nähe der Macula lösen sich die Meridianzüge in einzelne Fasern auf, die voneinander getrennt zu den Sinneszellen treten (Fig. 8, Taf. XX und Fig. 40, Taf. XXIII).

c. Epithel.

Die wichtigste, nun folgende Schicht, die den Hauptteil der Statocystenwand bildet, ist die Epithelschicht. Sie ist bekanntlich nicht überall gleich, sondern zeigt zwei Abschnitte: die dorsal gelegene, etwa ein Fünftel bis ein Viertel der gesamten Statocystenepithelfläche einnehmende, im wesentlichen aus cylindrischen Zellen aufgebaute Macula statica und die übrige, aus platten Zellen bestehende Partie, die wir der Einfachheit wegen als Antimacula bezeichnen wollen. An ihrer Grenze gehen beide Teile allmählich ineinander über; man findet hier nämlich alle Übergangsstufen zwischen den Zellen der Macula und der Antimacula. Dieser Umstand, sowie andre, weiter unten zu besprechende Gründe, machen es wahrscheinlich, daß die Zellen beider Abschnitte aus derselben Anlage entstanden sind, so daß man berechtigt ist, sie als einander homolog zu betrachten.

Schon die ältesten Beobachter konnten in der Antimacula zweierlei Zellen unterscheiden: die platten, sternförmigen Wimperborstenzellen und die sie umgebenden, ebenfalls platten, indifferenten Zellen. In der Macula können ebenfalls zwei Zellsorten unterschieden werden: die wimpertragenden Sinneszellen und die zwischen ihnen liegenden wimperlosen Stütz- oder Isolierzellen. Alles spricht dafür, daß man die Wimperborstenzellen der Antimacula mit den Sinneszellen der

Macula und die platten Zellen der ersteren mit den Stützzellen der Macula vergleichen darf, so daß trotz aller Verschiedenheiten in Bau und Form und trotz der dadurch bedingten Mannigfaltigkeit der Zellformen in der Epithelschicht der Statocyste (es finden sich hier im ganzen sechs verschieden aussehende Zellarten), man alle Elemente auf zwei Typen reduzieren kann: auf Wimperzellen und indifferente Zellen, wie das für die meisten Sinnesorgane der Wirbellosen und Wirbeltiere bekannt ist.

Ursprünglich, also z. B. bei Larven, wird die Statocyste als eine Blase angelegt, deren epitheliale Wand aus cylindrischen oder kubischen Zellen besteht, unter welchen man vermutlich die beiden Zelltypen unterscheiden kann, bevor eine Scheidung in Macula und Antimacula eingetreten ist; erst später, während der Metamorphose, tritt wahrscheinlich eine Differenzierung der Wimperzellen in Sinneszellen der Macula und in Wimperborstenzellen der Antimacula auf, wobei die ersteren einen ursprünglicheren Charakter beibehalten, während letztere sich stark abplatten und überhaupt eine stärkere Umbildung erfahren.

a. Wimperzellentypus.

In der Macula sind zwei Zellarten dieses Typus vorhanden: erstens die im Centrum der Macula gelegene große sogenannte Centralzelle und zweitens die sie konzentrisch umstehenden sogenannten kleinen Sinneszellen. Letztere sind in großer Anzahl vorhanden und stehen dicht gedrängt in drei, vier bis fünf Kreisen um die Centralstelle; das freie, mit Sinneshaaren besetzte Ende dieser Zellen, wie das der Centralzelle, schaut in das Lumen der Statocyste hinein, während das basale Ende in eine Nervenfaser ausläuft.

1. Die Centralzelle.

Hinsichtlich der Centralzelle (*zz*) verweise ich auf die Figuren 15 und 22, Taf. XXI, welche Totalpräparate eines Teiles der Macula mit der Centralzelle darstellen und zwar die Fig. 15 von der dem Lumen der Statocyste zugekehrten Seite und Fig. 22 von außen gesehen. Weiter sind eine Reihe von Längsschnitten durch diese Zelle auf den Fig. 5, Taf. XX, Fig. 9—11, Taf. XXI und Fig. 19, 23 u. 21, Taf. XXI, dargestellt. Auf der letzteren Figur sieht man, daß die freie Oberfläche der Zelle von einem Häutchen, der sogenannten Crusta (vgl. PÜTTER 40, S. 50), gebildet wird, die an den Rändern mit der Cuticula der benachbarten Stützzellen in Verbindung steht. Frühere Autoren, auch

CLAUS (12, S. 111), beschrieben hier ein cuticulares Häutchen, das von Poren durchbrochen sein sollte, durch welche die Wimpern hindurchträten. Ich konnte das nicht bestätigen, vielmehr beobachtete ich in der Crusta eine große Anzahl von sich mit Eisenhämatoxylin intensiv färbenden Körnern, den sogenannten Basalkörnchen oder Blepharoplasten, von welchen jedes nach außen mit je einem Sinneshaar, nach innen mit der zugehörigen Wimperwurzel in Verbindung steht. Von solchen Basalkörnchen ist in vertikaler Ebene nur eine Reihe oder Lage vorhanden; der Anschein zweier solcher Reihen auf Fig. 21 rührt daher, daß bei relativer Dicke des ein wenig schiefen Schnittes (5 μ) auch die darunter in derselben Horizontalebene gelegenen Körner mitgesehen werden. Die von den Basalkörnchen ausgehenden, ins Innere des Plasmas eingepflanzten Wimperwurzeln beginnen mit einem dünnen Fädchen, dem sogenannten Zwischenstück (*zw*) (vgl. GURWITSCH 24, S. 64), das allmählich in einen dickeren Faden (*ww*) übergeht. Alle Wimperwurzeln ziehen, zunächst etwas zu einem Bündel konvergierend, bis etwas unter die Hälfte der Zellhöhe, um hier plötzlich zu endigen, so daß es wirklich den Anschein hat, als ob die einzelnen Wimpern in die Zelle eingepflanzt wären; manchmal können sich die Wurzeln fast bis zur Zellbasis erstrecken, wie die Fig. 9 u. 10, Taf. XXI, zeigen und in einem solchen Falle schien es mir sogar, daß sie hier mit knopfartiger Anschwellung endeten; ob das jedoch stets zutrifft, kann ich nicht behaupten. Jedenfalls aber konnte ich nie irgendwelche Beziehungen dieser Wimperwurzeln zu der Nervenfaser konstatieren, eine Behauptung, die RANKE (41, S. 90) aufstellt und die anscheinend auch von CLAUS (12, S. 116), wenn auch in etwas modifizierter Form, geteilt wird. In dem Nervenfortsatz der Zelle trifft man wohl etwas an, was auf Fibrillen hindeutet, wie Fig. 23, Taf. XXI, lehrt, man sieht aber auch ganz deutlich, daß diese feinen Fibrillen (*fbr*) immer zwischen einzelnen, parallel dem Nervenverlauf gerichteten, Wabenreihen, die gerade hier besonders schön zu sehen sind, verlaufen und sich nur auf eine ganz kurze Strecke im Zellleib selbst verfolgen lassen, vielmehr schon sehr bald nach ihrem Eintritt in demselben verschwinden. Das Wahrscheinlichste ist mir daher, daß der ganze Basalapparat nur die Bedeutung eines Widerlagers für die Cilien, hier Sinneshaare, besitzt, also eine rein mechanische Bedeutung hat, nicht eine reizleitende, wie es APÁTHY (1) für die Sinneszellen allgemein annimmt. Allem Anschein nach wird der mechanische Druckreiz, der vom Statolithen mittels der Sinneshaare auf die Zelle ausgeübt wird, im Plasmaleib selbst in nervöse Erregung verarbeitet und von hier aus pflanzt

sich dieselbe in den Nervenfortsatz fort, um in diesem zum nervösen Centrum zu laufen. Damit soll gar nicht behauptet werden, daß auch in der von der Zelle zum Centrum ziehenden Nervenfaser keine fibrillären Differenzierungen vorkommen, im Gegenteil es ist wohl möglich und die Fig. 23, Taf. XXI, scheint es zu bestätigen, daß auch hier, wie sonst, Nervenfibrillen in der Nervenfaser existieren, die, wie es scheint, zu der größeren Vollkommenheit der Erregungsleitung beitragen. Einige Autoren schreiben ihnen bekanntlich nur eine stützende Funktion zu, während das eigentlich Leitende nach ihnen das dieselben umgebende Plasma wäre. So viel über die feineren histologischen Details im Bau der Centralzelle und über ihre funktionelle Bedeutung als reizrezeptierendes Organ.

Die der Hüllkapsel aufliegende Basis der Centralzelle bildet meist eine kleine, schon von Claus (12) beschriebene, hügelartige Vorwölbung. Der große Kern, der gewöhnlich einen Nucleolus enthält, liegt in der Nähe des Abganges des Nervenfortsatzes und ist bald rund (Taf. XXI, Fig. 9), bald mehr länglich-oval (Taf. XXI, Fig. 23).

Retzius (43) gab an, daß bei vitaler Methylenblaufärbung diese Centralzelle im Gegensatz zu den übrigen Sinneszellen sich nicht färbe; ich kann diese Angabe nicht bestätigen, denn ich fand stets, daß sie sich samt ihrem Nervenausläufer, ebenso blau färbte wie die umstehenden kleinen Sinneszellen und ihre Nervenfortsätze (Taf. XX, Fig. 8). Allerdings waren alle diese Gebilde diffus blau gefärbt. Ich vermochte also hier keine elektiv gefärbten Neurofibrillen nachzuweisen, und doch war die Färbung nur für die Sinneszellen charakteristisch, denn die Stützzellen, wie auch die Wimperborsten- und Pflasterzellen der Antimacula blieben dabei ganz farblos. Beim Absterben färbte sich natürlich alles.

2. Die kleinen Sinneszellen.

Die sogenannten kleinen Sinneszellen besitzen, wie oben hervorgehoben, prinzipiell den Bau der eben beschriebenen Centralzelle: auch hier trifft man Basalkörnchen und Wimperwurzeln, aber in bedeutend geringerer Anzahl. Die Wurzeln sind in der Nähe der Basalkörnchen dünn und stellen hier gewissermaßen ein Zwischenstück (*zw*) dar; in ihrem weiteren Verlaufe zelleinwärts schwellen sie etwas an (*ww*), um dann wieder in der Dicke ein wenig abzunehmen, so daß jede solche Wurzel als eine schmal ausgezogene Spindel erscheint (Taf. XXI, Fig. 18). Der ganze Basalapparat der Zelle bildet meist einen Kegel, dessen Spitze im Innern der Zelle liegt; allerdings ist dieser Kegel

selten so regelmäßig und gerade wie in Fig. 18, und zwar kommt das nur in solchen Zellen vor, die der Centralzelle am nächsten stehen; in den meisten Zellen ist der Kegel an seiner inneren Spitze gekrümmt, so daß letztere in der Richtung zum Kern, der stets basalwärts als ein Bläschen mit einem oder zwei Nucleoli liegt, ausgezogen ist (Fig. 5, Taf. XX, Fig. 14 u. 16, Taf. XXI), ohne jedoch mit demselben zusammenzuhängen, wie es z. B. für die Geißeln der Kragenzellen bei Spongien angegeben wird (vgl. PÜTTER 40, S. 63). In der Kegelspitze scheinen nicht alle Wurzeln zu verschmelzen, wie es z. B. für *Anodonta* behauptet wird (vgl. K. C. SCHNEIDER 44, Fig. 25), sondern man kann hier zwei, drei und zuweilen noch mehr diskrete Fäden unterscheiden. Von Varicositäten, den sogenannten BENDAschen Mitochondrien (siehe GURWITSCH 24, S. 70), konnte ich im Verlauf der Fäden nichts sehen, vielmehr waren sie stets ganz glatt.

Auch hier bei den kleinen Maculazellen konnte ich nie irgendwelchen Zusammenhang der Wimperwurzeln mit dem Nervenfortsatz konstatieren. Letzterer besitzt meist bald nach seinem Abgang von der Sinneszelle zwei oder auch drei Anschwellungen (Fig. 8, Taf. XX), die, bei stärkeren Vergrößerungen betrachtet, aus einer Anzahl von Kügelchen (*nd*) bestehend sich erweisen (Fig. 35, Taf. XXII), was darauf schließen läßt, daß es sich um postmortale Erscheinungen handelt, wie ich es schon oben (Seite 11) näher erläutert habe.

Das Verhalten und die Anordnung der Sinneshaare ist in mancher Hinsicht eigentümlich und bemerkenswert: von den Basalkörnchen steigen sie (Fig. 18, Taf. XXI) eine kleine Strecke schief aufwärts gegen die Mitte, wie in eine Gallerte eingebettet (*up*); dann richten sie sich alle senkrecht zur freien Zelloberfläche auf und bilden eine cylindrische Platte (*zp*), in welcher man die einzelnen Haare doch gut unterscheiden kann und die wohl dadurch zustande kommt, daß hier die Haare durch irgendwelche Substanz miteinander verkittet werden; ob sie eine Art Bürstenbesatz (siehe GURWITSCH 24, S. 67) darstellt, ist zweifelhaft. Interessanterweise besitzt die Platte genau in ihrer Längsachse einen Hohlraum (*o*), der auf dem Querschnitt wie ein Loch in deren Mitte erscheint (Fig. 20, Taf. XXI); es fehlen also an dieser Stelle die Sinneshaare; welche Bedeutung diese Lücke hat, vermag ich nicht zu vermuten, denn soviel mir bekannt wurde nie etwas ähnliches an Wimper- oder Sinneszellen beschrieben. Auf die Platte (*zp*) folgt schließlich noch ein letzter Abschnitt des Haarbüschels (*fr*), und zwar ragen hier die Härchenenden frei ins Lumen der Statocyste, sind also nicht zusammengeklebt, so daß jedes von der Statolymphe allseitig bespült

wird. Entgegen RANKE (41, S. 90) konnte auch ich, ebensowenig wie CLAUS (12, S. 116), knopfartige Verdickungen der freien Enden der Sinneshaare wahrnehmen.

Während nun aber bis jetzt immer betont wurde, daß die Sinneshaare starr seien, kann ich mitteilen, daß es mir bei sorgfältiger Beobachtung glückte, an lebenden Statocysten festzustellen, daß, obgleich die beiden unteren Abschnitte des Wimperbüschels tatsächlich starr zu sein scheinen, die freien, blässeren Enden (*fr*) der Sinneshaare schnelle Schwingungen ausführen, wenn auch sehr schwache und kaum merkbare. Dieser Umstand liefert, meiner Meinung nach, einen weiteren Beweis dafür, daß die Sinneszellen echte Wimperzellen sind, bei welchen die Wimperhaare eine besondere Funktion, die der Sinneshaare, erlangt haben. Wie bemerkt, sind die Schwingungsamplituden dieser Sinneshaare, die man besser Sinneswimpern nennen könnte, allerdings recht klein, so daß es nicht völlig ausgeschlossen erscheint, daß die Schwingungen nur passiv, durch Strömungen in der Statolymphe, die, wie wir weiter unten sehen werden, da sind, verursacht werden, wenn auch die Schnelligkeit dieser Schwingungen gegen eine solche Auffassung sprechen würde. Dasselbe Verhalten glaube ich auch an den Sinneswimpern der Centralzelle beobachtet zu haben, obgleich nicht so sicher wie bei den kleinen Sinneszellen. Übrigens ist diese Tatsache nicht alleinstehend: denn bei Cyclostomen sollen die Sinneshaare im Gehörorgan ebenfalls noch beweglich sein (PÜTTER 40, S. 78).

3. Wimperborstenzellen.

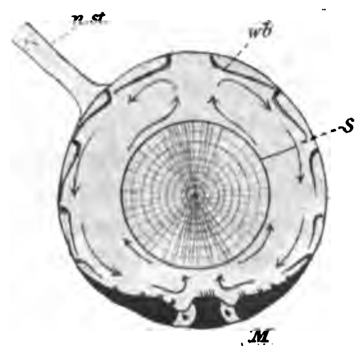
Wenn wir uns nun zu den Repräsentanten des Wimperzellentypus in der Antimacula wenden, zu den sogenannten Polster- oder Wimperborstenzellen, so fällt zunächst ihre platte sternförmige Gestalt auf, sowie stärker färbbares Protoplasma, das dichter ist, als das der umgebenden Pflasterzellen. Allerdings trifft man unter diesen großen Zellen zuweilen auch kleinere mit weniger Ausläufern, die aber im allgemeinen denselben Bau aufweisen (siehe die Zelle bei * in Fig. 25, Taf. XXII und Fig. 36, Taf. XXIII); letztere haben meist eine viereckige oder rhombische Gestalt. Die meist zu acht bis zehn vorhandenen Ausläufer der großen Zellen stehen meist mit ebensolchen Fortsätzen benachbarter Zellen in Verbindung (Fig. 1, Taf. XX, Fig. 36 u. 40, Taf. XXIII, Fig. 25, Taf. XXII), manchmal endigen sie aber auch frei (*fe* in Fig. 36, Taf. XXIII). Jede Zelle besitzt aber außerdem noch einen Ausläufer, der sich in eine Nervenfaser fortsetzt, die zu den Meridianbündeln tritt und bis in den Nerv. staticus sich verfolgen läßt (*nfb*

in Fig. 36, Taf. XXIII und Fig. 34, Taf. XXII). Die Nervenfasern der Zellen, welche der Nervenzutrittsstelle zunächst liegen, gehen direkt in den Nerv. staticus über (*nfb* in Fig. 1, Taf. XX und Fig. 40, Taf. XXIII). Daß auch diese großen Sternzellen innerviert werden, hatte schon BOLL (9, S. 80) behauptet, CLAUS (12, S. 110) dagegen geleugnet. Wie aus den eben angeführten Figuren ersichtlich ist, kann es nun keinem Zweifel mehr unterliegen, daß auch diese Zellen mit Nervenfasern verbunden sind. Auch in diesen, im allgemeinen ziemlich feinen Nervenfasern kann man Nodositäten auftreten sehen (*nd* in Fig. 34, Taf. XXII und Fig. 36, Taf. XXIII), welche wahrscheinlich ebenfalls als postmortale Zerfallserscheinungen zu betrachten sind. Dagegen konnte ich weder an den Fasern noch an den Zellen selbst eine vitale Methylenblaufärbung erzielen; meist traten dabei in einer jeden solchen Zelle intensiv blau gefärbte Körner, speziell in der Nähe der Wimperbüschelbasis auf, deren Zahl und Größe mit dem Absterben des Objektes zunahm. An solchen blauen Punktanhäufungen konnte man die Stellen der Polsterzellen leicht erkennen (*pr* in Fig. 8, Taf. XX), während die Grenzen der Zellen nicht zu unterscheiden waren.

Wenn man eine solche Wimperborstenzelle von der Fläche genauer betrachtet, so sieht man in ihr zwei scharf umschriebene Gebilde, einerseits einen platten, mit einem oder zwei Nucleoli versehenen Kern (*k*), von meist mehr oder weniger ovaler (Fig. 26 u. 35, Taf. XXII) oder auch schwach gekrümmten Form, dessen konkave Seite gegen das zweite Gebilde, nämlich die Wimperplatte oder das Wimperpolster schaut (*pr* in Fig. 25, Taf. XXII und Fig. 36, Taf. XXIII). Von letzterem entspringen die langen und ziemlich dicken Wimperborsten (*wb* in Fig. 27, Taf. XXII), deren Länge zuweilen die Hälfte des Radius der Statocyste und mehr erreichen kann. Wie schon RANKE (41, S. 81) hervorhob, haben durchaus nicht alle Wimperborstenzellen gleich lange Cilienbüschel, sondern die längsten Cilien besitzen diejenigen unter ihnen, die genau an dem der Macula entgegengesetzten Pol der Statocyste, also etwas lateralwärts vom Nervenzutritt, sich befinden; von dieser Stelle aus werden die Büschel nach allen Seiten gegen die Macula zu immer kleiner, so daß, wenn die Büschel alle aufgerichtet sind und man ideell ihre Enden miteinander verbindet, man eine Kugeloberfläche bekommt, deren Mittelpunkt exzentrisch vom Centrum der Statocyste, und zwar der Macula genähert, liegt. Tatsächlich kann man sehr schön beobachten, wie RANKE (41, S. 81) es schon beschrieben hat, daß beim Aufrichten der Cilien der Statolith gegen die Macula

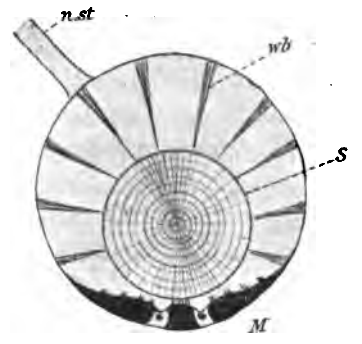
hingestoßen wird und durch dieselben in dieser excentrischen Lage festgehalten wird, wie aus Textfig. 5 ersichtlich, während er in der Ruhe im Centrum der Statocyste in fortwährender, zitternd rotierender Bewegung schwebt: Textfig. 4.

Jedes der Wimperbüschel besitzt im optischen Durchschnitt eine länglichovale Form (*wb* in Fig. 39, Taf. XXIII) und setzt sich aus zahlreichen, langen Cilien zusammen, die jedoch miteinander nicht verklebt sind, sondern einfach zusammenhalten; die einzelnen Cilien



Textfig. 4.

Lage des Statolithen und der Wimperbüschel in der Ruhelage. *M*, Macula; *n.st*, Nervus staticus; *S*, Statolith; *wb*, Wimperbüschel. Die Pfeile geben die Richtung der Strömungen in der Statolymphe an, durch welche der Statolith in derselben schwebend erhalten wird.



Textfig. 5.

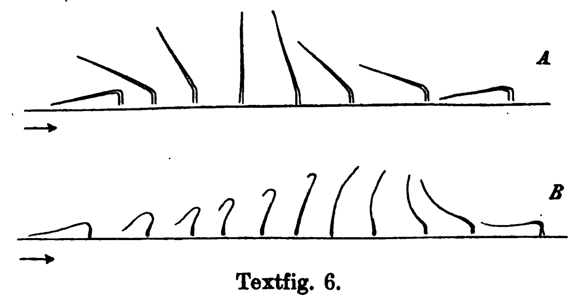
Lage des Statolithen und der Wimperbüsche beim Aufrichten der letzteren. Bezeichnung wie in Fig. 4.

laufen spitz zu, sind stark lichtbrechend und lassen weder einen Achsenfaden noch andre Strukturen erkennen, erscheinen vielmehr ganz homogen; ein elastischer Achsenfaden dürfte ihnen jedoch nicht abzusprechen sein, wie es sich weiter unten aus ihrer Funktion ergeben wird.

Wenn die Cilienbüschel nicht aufgerichtet sind, sondern der Epithelwand anliegen, so sind sie an ihrer Basis in der Weise gebogen, daß die konvexe Seite der Biegung dem antimaculären Pol zugewendet ist, daß also die freien Cilienenden in der Richtung gegen die Macula gerichtet sind; dabei kann man ein leises Zittern des gebogenen Teiles der Cilie wahrnehmen, nicht nur ihres freien Endes, wie Leuckart (35, zitiert nach Ranke 41, S. 84) angegeben hat. Die so gebogene Lage ist, wie mir scheint, nicht die Ruhestellung, für welche sie von allen Autoren bis jetzt gehalten wurde, sondern die tätige; das geht schon aus dem leisen Zittern der Cilien in dieser Stellung klar hervor und

wird noch dadurch bestätigt, daß man bei nicht fixierten, sondern allmählich abgestorbenen Statocysten die Cilien aufgerichtet findet. An fixiertem Material kommen beiderlei Stellungen vor, je nachdem sie in der einen oder andern Lage vom Tode überrascht wurden. Für meine Auffassung spricht auch eine Beobachtung, die ich machen konnte, wenn ich die lebende Statocyste mit Präpariernadeln zerzupfte und zerklopfte: es gelang dabei manchmal den Wimperbusch samt dem Polster von der Zelle isoliert zu erhalten; dann waren die Cilien immer aufgerichtet und führten keine aktiven Bewegungen mehr aus: sie sind also beim Aufhören der Kontraktionen vermöge ihrer Elastizität, deren Sitz man sich in einem eventuellen Achsenfaden denken kann, in die aufgerichtete Ruhestellung gelangt.

Im allgemeinen machen diese Cilien, im Wimperbusch vereint, einen ziemlich starren Eindruck, bei ihrem Aufrichten hat es den Anschein, als ob die aktive Bewegung dabei allein an der oben erwähnten Biegungsstelle wie in einem Gelenk erfolge (Textfig. 6*A*). Zuweilen kann man aber an absterbenden Statocysten beobachten, daß einzelne Cilien sich aus dem Verband mit den andern desselben Büschels loslösen (der Zusammenhang mit dem Polster bleibt dabei erhalten), und während der übrige Teil des Büschels in der liegenden Stellung verweilt, führen die ersteren für sich allein peitschenförmige Schwingungen aus. Dabei tritt deutlich hervor, daß jede Cilie durchaus nicht starr ist, sondern sich genau so verhält, wie die meisten Ciliengebilde überhaupt. Die einzelnen Phasen des Aufrichtens einer solchen isolierten Polsterzellen-Cilie, wie ich sie in solchem Fall beobachten konnte, sind auf der Textfig. 6 *B* dargestellt.



Textfig. 6.
Schemata des Wimperschlags bei Wimperborstenzellen. *A*, des zusammenhängenden Wimperborstenbüschels; *B*, einer einzelnen Cilie, die sich vom Zusammenhang mit andern losgetrennt hat.

Dicht über dem Polster und kaum von demselben geschieden, finden wir eine Lage stark färbbarer Basalkörnchen (*bk* in Fig. 30, 31, 32, Taf. XXII), von welchen jedes mit einer Cilie in Zusammenhang steht; sie sind auch in lebendigen Zellen als stark lichtbrechende Körnchen an der Basis der Cilien zu sehen.

Das schon öfters erwähnte, unterhalb der Basalkörnchen liegende Polster besteht aus einem dichteren Protoplasma von wabig-alveolärem Bau, wie in Fig. 31, Taf. XXII, besonders schön zu sehen ist (*pr*), und färbt sich mit Eisenhämatoxylin viel dunkler als das übrige Plasma (Fig. 26, 27, 32, 34, Taf. XXII). Im Umkreis des Polsters kann man zuweilen einen helleren Hof bemerken (*hh* in Fig. 25, 26, 31, 33, 35, Taf. XXII), in dessen Bereich auch der Zellkern einbezogen erscheinen kann (Fig. 25). Dieser Hof scheint aus flüssigerem Protoplasma zu bestehen; manchmal waren darin auch einzelne Lacunen oder Vacuolen zu unterscheiden (Fig. 26, Taf. XXII); ich muß allerdings bemerken, daß ich an andern Präparaten, wie auch an lebenden Zellen nichts von dem Hof gesehen habe, so daß es nicht ganz ausgeschlossen ist, daß es sich hier um ein durch Präparation bedingtes Schrumpfungsgebilde handelt.

Für die Bedeutung des hypobasalen Polsters ist bemerkenswert, daß man derartiges gelegentlich auch bei andern Wimperzellen, so in den Zellen des Nebenhodens der Maus (siehe PÜTTER 40, S. 61), getroffen hat und von manchen Autoren, wie z. B. FUCHS (ibid.), wurde es als Ersatz für die hier fehlenden Wimperwurzeln angesehen; letztere wie ersteres sollten als eine Stütze, als Widerlager für die Cilien dienen, denn für das Schlagen der Wimpern selbst sind nach den Untersuchungen von VIGNON (nach PÜTTER 40, S. 47) weder die Basalkörnchen noch die Wimperwurzeln unbedingt notwendig. Nun ist es aber interessant, daß in unsern Wimperborstenzellen neben dem erwähnten Polster noch andre, basalwärts von demselben ziehende, intracelluläre Bildungen sich vorfinden, die, wie wir weiter unten sehen werden, nichts andres als die für die meisten Wimperzellen charakteristischen Wimperwurzeln sind. Ich konnte sie mit der APÁTHYschen Vorvergoldungsmethode[1] (Fig. 36, Taf. XXIII), aber auch mit Eisenhämatoxylin nach FLEMMINGscher (*ff* in Fig. 30, 32, 34, Taf. XXII) oder HERMANNscher (Fig. 25 u. 26, Taf. XXII) Fixierung nachweisen. Man sieht nämlich im Plasmaleib dieser Zellen von dem Wimperpolster (*pr*) aus nach allen Seiten Fibrillen ausstrahlen, die oft auch schon mit gewöhnlichen Färbungsmitteln als feine Streifung (Fig. 27, Taf. XXII) zu erkennen sind, mit den erwähnten zwei Methoden aber als intensiv dunkle, bisweilen schwarz gefärbte Gebilde (*ff* und *vf*) erscheinen. Daß es wirklich intracelluläre Bildungen und nicht etwa vom Deckglas flachgedrückte Cilien sind, kann an Totalpräparaten daraus geschlossen

---

[1] Siehe Methodik S. 5.

werden, daß, wenn man eine solche Zelle von ihrer basalen Fläche aus betrachtet, man zunächst diese Fäden wahrnimmt (Fig. 37, Taf. XXIII), besonders schön diejenigen, die über dem Kern (*k*) hinziehen. Wenn man nun den Tubus des Mikroskops etwas senkt, so verschwinden die Fibrillen über dem Kerne, dafür treten nun die Umrisse des letzteren viel schärfer hervor (Fig. 38), ein Beweis dafür, daß die gesehenen Fibrillen zwischen dem Kern und der Zellbasis, also intracellulär verlaufen. Wenn man den Tubus weiter senkt, so verschwimmen die Umrisse der beobachteten Zelle, der Brennpunkt des Systems liegt jetzt also im Lumen der Statocyste, während man im optischen Querschnitt den in dasselbe hineinragenden Wimperbusch bemerkt (*wb* in Fig. 39, Taf. XXIII). Auch an Schief- und Sagittalschnitten durch diese Zellen (Fig. 28 u. 30, Taf. XXII) beobachtet man sehr schön, wie die Fibrillen im Plasmaleib von dem Wimperpolster basal- und peripheriewärts ziehen, wobei die Stellen, wo sie durchschnitten worden sind, als intensiver gefärbte Punkte erscheinen (*q* in Fig. 28, Taf. XXII).

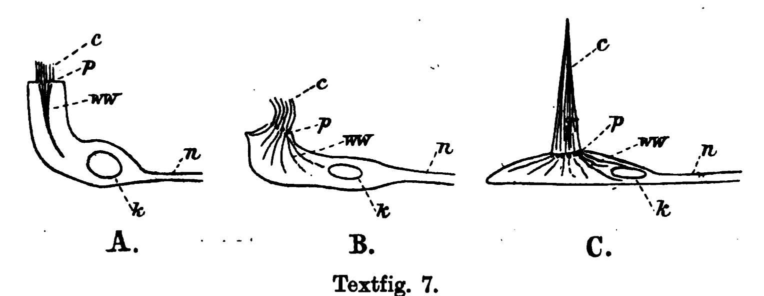
Unter diesen vom Polster ausstrahlenden Fibrillen kann man zweierlei Arten erkennen: einmal feinere und in größerer Anzahl vorhandene (*ff*), ferner etwas stärkere und längere (*vf*), die sich bis in die Ausläufer der Zelle fortsetzen (Fig. 31 u. 33, Taf. XXII) und von da, wie es scheint, in mit letzteren zusammenhängende ebensolche Fortsätze benachbarter Wimperborstenzellen übergehen (Fig. 36, Taf. XXIII); auch in die frei endigenden Fortsätze können sie eintreten (*fe* in Fig. 36, Taf. XXIII). Manchmal waren an diesen stärkeren Fibrillen auch knotenförmige Anschwellungen (Fig. 30, Taf. XXII) und einmal sogar ein geschlängelter Verlauf in einem Zellfortsatze wahrzunehmen (Fig. 32, Taf. XXII). Trotz dieses Befundes halte ich es für unwahrscheinlich, daß es sich hier um contractile Gebilde handeln sollte, wie sie z. B. von W. Polowzowa (39) in den Flimmerepithelzellen der Pharynxtasche von *Lumbricus* beschrieben worden sind. Diese Forscherin wies nach, daß in den erwähnten Zellen Fäden vorhanden sind, die im Ruhezustand geschlängelt verlaufen, um bei Reizung sich zu geradlinigen Fasern zu kontrahieren; sie vergleicht mit diesen Fäden den bekannten Wimperwurzelkegel von *Anodonta* und ähnliche Bildungen andrer Flimmerzellen und hält auch letztere Gebilde für contractil, sich auf den von Apáthy (1) angeblich nachgewiesenen Nichtzusammenhang dieser Fibrillen mit Basalkörnchen und Cilien stützend.

Interessanterweise treten die beschriebenen Fasern in den Wimperborstenzellen gerade in die Nervenausläufer der Zellen nicht ein, was jedenfalls für einige Fälle ganz sicher feststeht (*nfb* in der Zelle bei †

in Fig. 36, Taf. XXIII), auch findet man sie gelegentlich in den frei endigenden Ausläufern der Zellen (*fe* in Fig. 36, Taf. XXIII), so daß es wahrscheinlich wird, daß allen diesen Gebilden keine nervöse, erregungsleitende Funktion, wie es Apáthy (1) für den Fibrillenconus der *Anodonta* annimmt, sondern viel eher eine Stützfunktion zukommt, und zwar dienen sie allem Anschein nach als Stützapparat für das Wimperpolster und die darauf stehenden Cilien.

Diese Fibrillen einerseits und die Wimpern anderseits stehen mit zahlreichen Basalkörnern über dem Wimperpolster in Zusammenhang, so daß es mir berechtigt erscheint, sie mit den Wimperwurzeln der Sinneszellen der Macula in genetischen Zusammenhang zu bringen und sie für nichts andres als für den eigentümlich umgebildeten Basalapparat der gewöhnlichen Wimperzellen zu halten. Dadurch gewinnt die Vermutung, daß auch diese Sternzellen der Antimacula in dieselbe Kategorie der Wimperzellen, wie auch die Sinneszellen der Macula, gehören, daß beide Zellarten einander homolog sind, an Wahrscheinlichkeit.

Diese Vermutung wird aber noch verstärkt durch das Vorhandensein an der Grenze beider Regionen des Statocystenepithels von Zellen, die Übergangsformen zwischen beiden Zellarten darstellen, wie es aus der Fig. 29, Taf. XXII, näher ersichtlich ist. Man sieht hier links eine Zelle, die noch im allgemeinen sehr an die äußersten Sinneszellen der Macula erinnert, aber in manchen Hinsichten auch schon die Charaktere



Textfig. 7.

Schema zur Erläuterung der Homologie der Sinneszellen in der Macula und der Wimperborstenzellen in der Antimacula. *A*, kleine Sinneszelle; *B*, Übergangsform an der Grenze beider Regionen; *C*, Wimperborstenzelle; *c*, Cilien; *k*, Kern; *n*, Nervenfortsatz; *p*, Wimperplatte; *ww*, Wimperwurzeln.

der Wimperborstenzellen besitzt; so ist hier z. B. die Länge und Beweglichkeit der Wimperhaare größer als bei Sinneszellen, die Wimperplatte ist auf einen kleinen Teil der freien Zelloberfläche beschränkt, wie es für die Wimperborstenzellen eigentümlich ist, auch sieht man schon die Ausstrahlung, Divergenz der Wimperwurzeln, nicht Convergenz,

wie bei Sinneszellen angedeutet. Die genetischen Beziehungen zwischen den beiden Zellarten sind auf dem beigefügten Schema (Textfig. 7) erläutert.

4. Zusammenfassung der Hauptmerkmale des Wimperzellentypus.

Wenn wir nun die gemeinsamen Merkmale der drei beschriebenen Zellarten, der Centralzelle, der kleinen Sinneszellen der Macula und der Wimperborstenzellen der Antimacula kurz zusammenfassen, so finden wir erstens, daß ihnen allen die mehr oder weniger beweglichen Cilien eigentümlich sind, daß zweitens in Zusammenhang mit diesen Cilien und zu deren Stütze bei allen drei Zellarten intracelluläre Fäden mit Basalkörnchen vorkommen, die natürlich entsprechend den verschiedenen Formen und Funktionen der Zellen etwas verschiedene Ausbildungen erlangt haben. Alle diese Eigentümlichkeiten sind für Wimperzellen charakteristisch, weswegen die beschriebenen Zellen diesem histologischen Typus zuzurechnen sind.

Als weiteres gemeinsames Merkmal der drei Zellarten wäre die Verbindung mit Nervenfasern zu bezeichnen. Allerdings ist ein Nervenfortsatz wohl nicht allgemein für ursprüngliche Wimperzellen charakteristisch; es wäre aber möglich, daß es sich hier um eine spätere sekundäre Erwerbung handelt, was im Einklang damit stünde, daß die Sinneszellen überhaupt sich allem Anschein nach von Wimperzellen onto- wie phylogenetisch ableiten lassen. Die sekundäre genetische Bedeutung dieses Nervenausläufers geht noch daraus hervor, daß derselbe im Laufe der Entwicklung und Differenzierung bei verschiedenen Zellen verschiedene Funktionen erlangt hat: so leitet er bei den Sinneszellen der Macula centripetal, bei den Wimperborstenzellen der Antimacula dagegen allem Anschein nach centrifugal; bei den ersteren ist er sensibel, bei den letzteren motorisch. Der vermutete physiologische Unterschied beider Nervenfortsätze wird auch durch ihr verschiedenes Verhalten bei der vitalen Methylenblaufärbung bekräftigt: während die zur Macula tretenden Nervenfasern intensiv blau gefärbt werden, bleiben die feinen Nervenausläufer der Wimperborstenzellen ganz farblos (siehe S. 17). Eine motorische Innervation der Flimmerzellen ist auch in andern Fällen bekannt: so werden z. B. die Wimperringe bei Anneliden und ihren Larven ebenfalls innerviert (PÜTTER 40, S. 67).

b. Typus der indifferenten Zellen.

Ich gehe nun zur Betrachtung einer andern Kategorie von Zellen über, die das zweite konstante Element in unserm, wie in fast jedem, Sinnesepithel darstellen, nämlich zu den sogenannten indifferenten oder Stützzellen. Entsprechend der verschiedenen Beschaffenheit der Regionen der Statocyste, die ihren Ausdruck in der Verschiedenheit der Wimperzellen findet, kann man auch eine Differenzierung der Stützzellen in drei Arten wahrnehmen: zwei in der Macula und eine in der Antimacula.

1. Pericentrale Stützzellen der Macula.

Es sind dies vier große Zellen, die die sensible Centralzelle unmittelbar und allseitig umgeben (*pzz* in Fig. 15, Taf. XXI). Sie bilden um dieselbe einen hellen Hof, den man schon mit der Lupe erkennt. Ihre freie, dem Statocystenlumen zugewandte Fläche ist mit einer ziemlich starken Cuticula (*cu*) bekleidet, die wie eine Platte aussieht; die vier Cuticularplatten der Zellen stoßen aneinander und ebenso an die Centralzelle und erlangen dadurch einen polygonalen Umriß. Unmittelbar unter dieser Cuticula liegt eine größere Protoplasmamasse, welche auch den meist runden Kern beherbergt (Fig. 15 u. 19, Taf. XXI, Fig. 5, Taf. XX); von dieser ziehen nach unten zu der Hüllkapsel sowie peripher zu und zwischen die kleinen Sinneszellen eine ganze Menge plasmatischer Ausläufer (*f*), welche sich äußerst mannigfach verzweigen und durchkreuzen (Fig. 11, 12, 15, 17, 19, 22, Taf. XXI und Fig. 5, Taf. XX). Die zwischen den Ausläufern liegenden Lücken (besonders groß z. B. bei * in Fig. 17, Taf. XXI) sind mit Flüssigkeit erfüllt, die allem Anschein nach nicht außerhalb der Zellen liegt, sondern einen Teil derselben ausmacht, so daß diese Zellen sehr wahrscheinlich einen noctilucaähnlichen oder pflanzenzellenartigen Bau besitzen. Vermutlich steht die starke Vacuolisation des Zellleibes in engster Beziehung zu der Funktion dieser Zellen, die man sich als stützende oder auch vielleicht als isolierende vorstellen könnte; in ersterem Fall könnte die Zellflüssigkeit, die wohl wie bei ähnlich aussehenden Pflanzenzellen turgesziert, den Zellen die Eigenschaften praller Gebilde verleihen, wie sie sich zur Stütze der Sinneszellen eignen. Auch anderswo im Tierreich trifft man ähnliche, stark vacuolisierte Zellen an, deren Bedeutung ganz sicher in einer stützenden Funktion liegt: nämlich in den Tentakeln der Hydroidpolypen wird deren solide Achse durch eine Reihe Entodermzellen eingenommen, deren Bau mit dem

geschilderten pflanzenzellenartigen bei den erwähnten Stützzellen völlig übereinstimmt. Im zweiten Fall könnte man sich vielleicht denken, daß die Flüssigkeit nicht reizleitend ist und deshalb die Sinneszellen voneinander isoliert hält. Auch könnten beide Möglichkeiten vereint sein, so daß den Zellen eine stützende und isolierende Funktion zugleich zukäme.

In einigen der stärkeren Plasmaausläufer kann man ziemlich dicke, mit Eisenhämatoxylin sich intensiv schwarz färbende Fädchen sehen, die sich einerseits anscheinend an der Cuticularplatte der Zelle anheften, anderseits aber in die Hüllkapsel übergehen (*ef* in Fig. 13, 14, 16, 17 und Fig. 23, Taf. XXI). Sie ziehen somit von lateral außen median nach innen und gehen in der Nähe des Randes der Centralzelle in die Cuticula über. Es sind dies, wie es scheint, ebenfalls cuticulare, straffe, vielleicht elastische Gebilde, jedenfalls sind sie nicht contractil (die Zellen werden ja nicht innerviert). Ihre Aufgabe besteht vermutlich darin, den Zug, den sie durch Spannung der Kapselwand durch Muskelzüge erfahren, auf die Ränder der Centralzelle zu übertragen; dadurch wird die freie Oberfläche der Centralzelle stärker gespannt, was vielleicht zu größerer Reizempfindlichkeit beiträgt.

2. Die kleinen Stützzellen der Macula.

Die zwischen den kleinen Sinneszellen sich befindenden Stützzellen (*stz* in Fig. 12 u. 16, Taf. XXI) sind im allgemeinen ähnlich gebaut wie die vier Pericentralzellen. Das Hauptmerkmal bildet auch hier eine starke Vacuolisation; der Kern (*k*) liegt gleichfalls in einer Plasmaansammlung (Fig. 24, Taf. XXI), von der allseitig Fortsätze ausstrahlen, von denen einige zur Hüllkapsel ziehen, während andre die kleinen Sinneszellen (*sz*) umspinnen. In den Lücken dieser Plasmastränge ist Flüssigkeit, die eine jede Sinneszelle allseitig umgibt, so daß letztere Zellen sich niemals berühren, sondern voneinander vollkommen isoliert sind, was auf dem Tangentialschnitt (Fig. 24, Taf. XXI) schön zu sehen ist. Der kompakte Kern ist meist länglich bis stabförmig (Fig. 16, Taf. XXI); seine Längsachse ist der Achse der anliegenden Sinneszellen parallel. Die Kerne der mehr peripher vom Maculacentrum liegenden Zellen rücken näher an die Hüllkapsel, während in den centraleren Zellen der Kern samt der Plasmaansammlung noch ziemlich nahe an der inneren Oberfläche, unter der Cuticula sich findet (Fig. 5, Taf. XX).

Die Zahl dieser Stützzellen ist relativ klein, jedenfalls geringer als die der Sinneszellen (Fig. 15 u. 17, Taf. XXI, Fig. 5, Taf. XX),

indem jede Isolierzelle mit ihren Ausläufern mehrere Sinneszellen umspinnt (Fig. 24, Taf. XXI). Dieses Zahl- und Lageverhältnis zwischen Sinnes- und Stützzellen in der Macula findet sein Gegenstück in der Antimacula; hier sind nämlich umgekehrt die Stützzellen bedeutend zahlreicher als die von ihnen umschlossenen Wimperborstenzellen, so daß eine jede der letzteren von sechs bis acht Stützzellen umgeben wird (Fig. 25, Tafel XXII, Fig. 36 u. 40, Taf. XXIII).

3. Pflasterzellen der Antimacula.

Die eben erwähnten indifferenten Zellen der Antimacula, welche wegen ihrer flachen Gestalt auch als Platten- oder Pflasterzellen bezeichnet wurden, besitzen gleichfalls ein ziemlich dünnflüssiges Protoplasma, das sich von dem kompakteren, stärker färbbaren der Wimperborstenzellen scharf unterscheidet (Fig. 25, Taf. XXII). Die Grenzen der Pflasterzellen können meist nur daran erkannt werden, daß zwischen ihnen immer die Fortsätze der sternförmigen Wimperborstenzellen verlaufen. Der Kern (*k*) ist dagegen stets scharf umschrieben, meist rund bis oval (Fig. 35, Taf. XXII), zuweilen auch unregelmäßiger, mit reichem Chromatinnetz und eingesprengten größeren Körnern, die vielleicht Nucleolen entsprechen (Fig. 26, Taf. XXII).

4. Zusammenfassung der Hauptmerkmale des Stützzellentypus.

Aus dem obigen geht hervor, daß die drei beschriebenen Zellarten: die vier pericentralen, die kleinen Stützzellen der Macula, sowie die Pflasterzellen der Antimacula, homologe Gebilde sind. Allen kommt die Vacuolisation des Protoplasmas zu, fehlen die Cilien und der Nervenfortsatz.

d. Statolymphe.

Diese Flüssigkeit, die das Lumen der Statocyste ausfüllt, ist farblos und enthält wohl ein wenig Eiweiß, denn nach dem Fixieren trifft man auf Schnitten im Hohlraum der Statocyste gewöhnlich ein feines Coagulum.

Um diese Statolymphe etwas näher studieren zu können, bediente ich mich folgender Methode: einige isolierte frische Statocysten wurden mittels einer Pinzette in die Luft gehoben und dann in einen Tropfen Öl (ich nahm dazu Zedernholzöl) auf dem Objektträger gebracht, hierin mit Präpariernadeln vorsichtig zerdrückt und die Wandreste entfernt, so daß im Öl nur einige Tröpfchen der Statolymphe

verblieben. Aus der Form und Beschaffenheit dieser Tröpfchen folgte deutlich, daß es sich nicht um Gallerte, sondern um eine wirkliche tropfbare Flüssigkeit handelt. Beim Erhitzen über einer kleinen Flamme trübten sich diese Tröpfchen etwas, was vielleicht auf Coagulation des darin enthaltenen Eiweißes (?) beruht. Als ich nun zu den Tröpfchen Schwefelsäure hinzusetzte und etwas erwärmte um das Ca als Calciumsulfat nachzuweisen, bekam ich, wie zu erwarten, negative Resultate, was aber wohl dadurch bedingt war, daß die Menge des Ca in der Lösung zu gering sein dürfte, denn daß hier Kalk vorhanden sein muß, ist ja selbstverständlich.

e. Statolith.

a. Chemische Zusammensetzung desselben.

Wenn man einen Statolithen mit verdünnten Säuren behandelt, löst er sich darin unter Aufbrausen, wenn auch nicht vollständig, denn es bleibt ein anscheinend organisches Stroma von derselben Form und Größe wie der Statolith selbst zurück. Die Gasentwicklung beweist die Gegenwart von Kohlensäure. Zur weiteren Untersuchung wurden 20 bis 25 Statolithen zunächst mit destilliertem Wasser gewaschen, getrocknet und in verdünnter Essigsäure gelöst. Ein Tropfen dieser Lösung wurde auf dem Objektträger mit verdünnter Schwefelsäure auf Calcium geprüft, was die Bildung der charakteristischen, zu Büscheln und Fächern zusammengelagerten Nadeln von wasserhaltigem Calciumsulfat $CaSO_4 + 2\,H_2O$ hervorrief (vgl. BEHRENS 4, S. 69). Da Phosphor- und Schwefelsäure sich als gewöhnliche Begleiter des kohlensauren Kalkes erweisen, so wurde versucht, auch sie hier eventuell nachzuweisen. Den Nachweis der Phosphorsäure führte ich mit einer warmen Lösung von Ammoniummolybdat in verdünnter Salpetersäure, wobei sich kleine gelbe Körnchen von Ammoniumphosphomolybdat ausschieden (BEHRENS 4, S. 115); die Kristallisation ging sehr langsam vor sich, erst nachdem der so behandelte Tropfen über Nacht im Exsiccator stehen gelassen wurde; die Menge der Phosphorsäure dürfte also recht gering sein.

Schwefelsäure ist in den Statolithen höchstens in Spuren vorhanden, denn der Versuch, sie mit Bleizucker als $PbSO_4$ (BEHRENS 4, S. 121) nachzuweisen, fiel negativ aus, und die Fällung mit $BaCl_2$ als $BaSO_4$ (BEHRENS 4, S. 62) war nur sehr spärlich und unsicher; es bildete sich allerdings ein sehr geringer Niederschlag, die einzelnen Elemente desselben hatten aber nicht die charakteristische Gestalt des $BaSO_4$, sondern sahen eher dem Strontiumsulfat ähnlich.

Um auf Magnesium zu prüfen, wurde aus der essigsauren Lösung der Kalk mit oxalsaurem Ammon abgeschieden; nachdem das Calciumoxalat sich vollkommen abgesetzt hatte, wurde die klare, darüber stehende Flüssigkeit mit einer Pipette vorsichtig abgehoben und ein Tropfen davon auf dem Objektträger mit Chlorammonium und Ammoniak versetzt, dann erwärmt und etwas Natriumphosphat zugesetzt. Nach längerem Stehen schieden sich spärliche Kristalle von phosphorsaurer Ammoniak-Magnesia NH_4MgPO_4 aus (BEHRENS 4, S. 43).

Somit hätten sich als anorganische Bestandteile der Statolithen Calcium, etwas Magnesium, Kohlensäure, Phosphorsäure und Spuren von Schwefelsäure ergeben; der Hauptbestandteil ist natürlich $CaCO_3$ und zwar, wie es scheint, in der Form von Calcit, Kalkspat.

Letzteres kann erschlossen werden aus dem Vergleich der Statolithen mit künstlichen Calcosphäriten, die ich nach HARTINGS Vorschrift (25, S. 9) in Hühnereiweiß auskrystallisieren ließ. Herr Prof. BÜTSCHLI hatte die Güte mit mir zusammen die optischen Eigenschaften beiderlei Gebilde zu untersuchen. Bei der Betrachtung der natürlichen Statolithen im polarisierten Licht ergab sich zunächst, daß dieselben zwischen gekreuzten Nicols ein Kreuz gaben, wenn auch allerdings nicht immer und relativ selten scharf; mit eingeschaltetem Gipsplättchen erster Ordnung betrachtet, erwiesen sie sich optisch positiv; die Untersuchung geschah an kleinen, nadelförmigen, radiären Splittern, die durch Zerdrücken des Statolithen erhalten wurden, denn bei ganzen Statolithen waren infolge deren Dicke keine sicheren Beobachtungen zu machen. Auch einige der erwähnten künstlichen Sphärite aus Eiweiß erwiesen sich positiv; allerdings war die Mehrzahl ohne Zweifel negativ.

Aus dem geschilderten Verhalten ersieht man, daß die natürlichen Statolithe mit solchen Sphäriten aus Eiweiß wohl vergleichbar sind, letztere bestehen aber, wie Prof. BÜTSCHLI feststellen konnte, aus Calcit, denn sie färben sich beim kurzen Kochen mit Kobaltnitratlösung nicht, während Aragonit sich mit diesem Reagens bekanntlich rasch lila färbt (MEIGENsche Reaktion).

HARTING (25, S. 52) selbst aber hielt die Substanz seiner Sphärite weder für Aragonit noch für Calcit, sondern für eine besondere Modifikation des Calciumcarbonats, die unter dem Einfluß der Kombination mit dem organischen Stroma entstehe. Er hat auch das spezifische Gewicht dieser Sphärite bestimmt und es zu 2,66 gefunden, also etwas

geringer als das von Calcit (2,72), wohl deshalb, wie er selbst sagt, weil die Menge des organischen Stromas recht bedeutend, nämlich 7,65 % ist (Prof. BÜTSCHLI fand sie bei den von mir dargestellten Sphäriten größer: 10,43 %).

Das nach Auflösung der anorganischen Substanzen zurückbleibende Stroma des Statolithen ist meist leicht gelblich gefärbt und ebenso wie der nicht entkalkte Statolith aus konzentrischen Schichten zusammengesetzt, läßt aber im Gegensatz zu dem letzteren keine radiäre Streifung mehr erkennen. Was die chemische Beschaffenheit des Stromas anbelangt, so scheint es mir sicher, daß es aus eiweißähnlichen Stoffen besteht, denn es gibt die für Eiweißkörper eigentümlichen Farbenreaktionen, allerdings nicht sehr scharf: ich habe die Xanthoproteïn- (Gelbfärbung mit Salpetersäure und orange nach Zusatz von NaOH), die Biuret- (Violettfärbung mit $CuSO_4$ und NaOH) und die MILLONsche Probe mit positivem Resultat versucht; dagegen schlug die Reaktion von ADAMKIEWICZ (Violettfärbung mit konzentrierter Schwefelsäure und Eisessig oder Glyoxylsäure nach HOPKINS) fehl. Aus diesem Verhalten, sowie daraus, daß das Stroma in Mineralsäuren unlöslich, wohl aber in starken Alkalien, wenn auch nur schwierig, löslich ist (in verdünnter Natronlauge quillt es etwas auf und wird viel durchsichtiger), kann annähernd geschlossen werden, daß es sich hier um ein Albuminoid, und zwar wahrscheinlich um einen dem Conchiolin[1] verwandten Körper handelt. Es fiel mir schon früher auf, daß dies Stroma sich in mancher Hinsicht genau so verhält wie die Augenlinse der Heteropoden. Bei mit Methylenblau gefärbten und später abgestorbenen Tieren sieht man, daß gerade die Linsen und die beiden Statolithe gleich intensiv blau gefärbt sind, während die übrigen Gewebe blasser erscheinen; die Übereinstimmung tritt noch besser bei nicht gefärbten, abgestorbenen und zu faulen beginnenden Tieren hervor. Während alle andern Gewebe farblos sind, heben sich die Linsen und die Statolithe durch ihre gleiche dunkelbraune Farbe scharf ab.

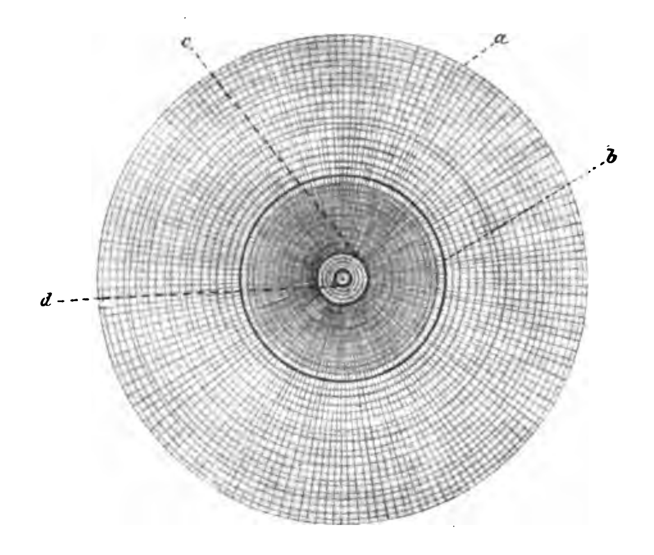
Nun zeigen diese Linsen, vermöge ihrer größeren Dimensionen, die oben erwähnten, an Conchiolin erinnernden Reaktionen schärfer und sicherer, als die kleinen Statolithenstromata und sind deshalb und nach Analogie mit ähnlichen Gebilden bei andern Tieren, wo es sicher feststeht, daß die Linsen aus Albuminoïden bestehen, als aus solchen Eiweißkörpern aufgebaute Gebilde anzusehen.

---

[1] Vgl. COHNHEIM (14) S. 298 und auch HOPPE-SEYLER (29) S. 345.

b. Struktur des Statolithen.

Das erste, was bei der Betrachtung eines Statolithen unter dem Mikroskop auffällt, ist seine genau kugelrunde Gestalt und eine radiäre Streifung, die mit einer äußerst regelmäßigen konzentrischen Schichtung verbunden ist (Textfig. 8); diese Kombination verleiht dem Gebilde, namentlich im frischen Zustand, eine hervorragende Schönheit. Bei aufmerksamer Beobachtung sieht man im Centrum einen etwas helleren Hof, in der Zeichnung von der Linie *c* umschrieben, von etwa $^1/_{10}$ des Durchmessers des ganzen Statolithen. In diesem Hof ist die Radiärstreifung weniger deutlich als peripheriewärts. Dieser Hof schließt einen andern, von der Linie *d* begrenzten, ein, dessen Durchmesser sich zu dem des ganzen Statolithen, wie etwa 0,03 zu 1 verhält, also



Textfig. 8.

Statolith. Vergr. 335. *a*, äußere Grenze; *b*, mittlere Grenzlinie; *c*, äußere Grenzlinie des »Larvenstatolithen«; *d*, innere Grenzlinie des »Larvenstatolithen«, einen Hohlraum umfassend.

etwas weniger als 1 μ beträgt. Dieser innere Hof erscheint ganz homogen und zeigt bei hoher Einstellung in seiner Mitte einen schwarzen Punkt, der beim Senken des Tubus allmählich verschwommener wird und bei tiefer Einstellung in einen intensiv leuchtenden Punkt übergeht. Dies Verhalten läßt darauf schließen, daß wir es hier mit dem Bilde der Blendenöffnung zu tun haben und daß der innere Hof (*d*)

viel schwächer brechend ist als das umgebende Medium (vgl. BÜTSCHLI 10, S. 15): somit wird der Mittelpunkt des Statolithen von einem Hohlräumchen, einem Kugelkämmerchen, eingenommen, das wohl von Gas erfüllt ist; bewiesen werden konnte das auf einem Schnitte, wo tatsächlich im Centrum des Statolithen ein mit dickem, intensiv gefärbtem Rand (Eisenhämatoxylin) versehener Kreis sich fand, dessen Größe der bei ganzen Statolithen beobachteten Centralhöhle genau entsprach (etwa $^1/_{30}$ des Gesamtdurchmessers) und dessen Inneres hohl war. Außer den beschriebenen beiden Linien (*c* und *d*) sieht man gelegentlich, namentlich bei fixierten, geschnittenen oder getrockneten Statolithen, noch eine konzentrische Grenzlinie (*b*), die eine Kugel im Inneren des Statolithen von etwa 0,35 Gesamtdurchmesser einschließt; zuweilen bemerkt man, daß der von dieser Linie umschlossene Teil eine schärfere und gröbere Radiärstreifung aufweist, ja es hat sogar den Anschein, als ob dieser Teil eine mehr oder weniger drusige Beschaffenheit hätte. Bei den künstlich in Eiweiß erzeugten Calcosphäriten ist ein ähnliches Verhalten durchaus nicht selten: man sieht hier nämlich oft, daß eine drusig gebaute Kugel in einer dünnwandigeren eingebettet liegt, die meist nicht oder weniger radiärgestreift ist; solche Bilder finden sich z. B. bei HARTING (25) in Fig. 4 *c* und Fig. 6 *a* Taf. IV. Es erweckt den Verdacht, daß solche Gebilde nicht continuierlich entstanden sind, sondern daß ihre Bildung in zwei voneinander verschiedenen Phasen vor sich ging, daß also vielleicht die Bedingungen während der ersten Phase andre waren als später. Allerdings muß ich bemerken, daß diese Linie *b* obwohl sie bei fixierten oder entkalkten und geschnittenen Statolithen ziemlich konstant und meist von derselben Größe (siehe die unten angeführte Tabelle) zu beobachten ist, was für ihre Präexistenz sprechen könnte, bei frischen Gebilden dagegen stets vermißt wird, vielleicht aber in diesem Zustand nicht unterschieden werden kann; die Linien *c* und *d* sind auch bei frischen Objekten sehr schön zu beobachten. Dies geht auch aus der folgenden Tabelle hervor; die in derselben angegebenen Zahlen wurden mit dem Ocularmikrometer gewonnen und zeigen das Verhältnis der Durchmesser der von den einzelnen Linien umschriebenen konzentrischen Statolithenregionen zum Gesamtdurchmesser bei neun verschiedenen und verschieden behandelten Statolithen. Aus der Übereinstimmung der Zahlen kann auf die Konstanz der beobachteten Linien, wenigstens von *c* und *d*, geschlossen werden, woraus folgt, daß sie jedenfalls keine Kunstprodukte sind:

Methode	Gesamt-durch-messer *a*	Linie *b*	Linie *c*	Linie *d*
1. Frisch	1	—	0,11	0,04
2. Frisch	1	—	0,10	0,03
3. Getrocknet, in Kanadabalsam untersucht .	1	0,20	0,10	0,03
4. Getrocknet, in Kanadabalsam untersucht .	1	—	0,07	0,03
5. Formol, Boraxkarmin, Totalpräparat . . .	1	0,35	0,12	0,04
6. Osmiumsäure 1%, Totalpräparat	1	0,30	0,08	0,03
7. HERMANNsche Flüssigkeit, Totalpräparat. .	1	0,48	0,11	0,04
8. Sublimat, entkalkt, Schnitt	1	0,59	0,17	—
9. Sublimatessigsäure, Schnitt.	1	0,35	0,10	0,04

Es fragt sich, welche Bedeutung diesen inneren Grenzen im Statolithen zukommt? Ich vermute, daß diese Grenzen darauf hinweisen, daß der Entstehungsmodus der einzelnen von ihnen begrenzten Statolithenregionen ein verschiedener gewesen sein muß. Sicher sind hier zwei Regionen: eine innere, von den Linien *c* und *d* begrenzte (denn *d* ist, wie wir gesehen haben, nichts andres als die Begrenzung eines im Centrum vorhandenen Hohlraumes), und eine äußere vorhanden, die zuweilen vielleicht selbst aus zwei ineinander geschachtelten Regionen *cb* und *ba* bestehen könnte. Kommen nun im Dasein des Statolithen wirklich zwei Phasen vor, welche die diskontinuierliche Entstehung der Regionen *cd* und *ca* erklären könnten? Wenn man sich der von FOL (18, S. 30) beschriebenen Enstehungsweise des Statolithen erinnert, die ich kurz rekapitulieren möchte, so wird man in der oben geäußerten Ansicht bekräftigt. Nach FOL entsteht in einer der Epithelzellen, welche die Statocystenanlage bilden, ein feines, stark lichtbrechendes Kügelchen, das wächst und aus seiner Mutterzelle in den Hohlraum der Statocyste fällt. Von radiärer Streifung oder konzentrischer Schichtung ist an diesem »Larvenstatolithen« nichts zu sehen, wie auch ich, allerdings bei den Larven andrer Mollusken (Pteropoden), beobachten konnte. Letztere Struktureigentümlichkeiten treten erst an den weiteren Schichten beim Wachstum des Tieres während der Metamorphose auf. Es ist klar, daß die Bedingungen, unter welchen der Statolith nunmehr weiter wächst, andre sein müssen als bei der Larve. Dies läßt, wie mir scheint, die Grenze zwischen dem ehemaligen »Larvenstatolithen« (*cd*) und den späteren Appositionsschichten (*ca*) entstehen. Was das eventuelle Vorkommen der Linie *b* anbetrifft, so scheint es mir wohl möglich, daß ihr Auftreten auf einen im Laufe des Lebens vielleicht eintretenden, durch Saisonänderung, etwa die

Winterkälte, bedingten, zeitweiligen Stillstand oder Verzögerung des Wachstums hinweisen könnte; jedenfalls läßt die Diskontinuität der Lagen hier auf Unterbrechung der Wachstumsverhältnisse schließen.

c. Vergleich mit künstlichen Calcosphäriten.

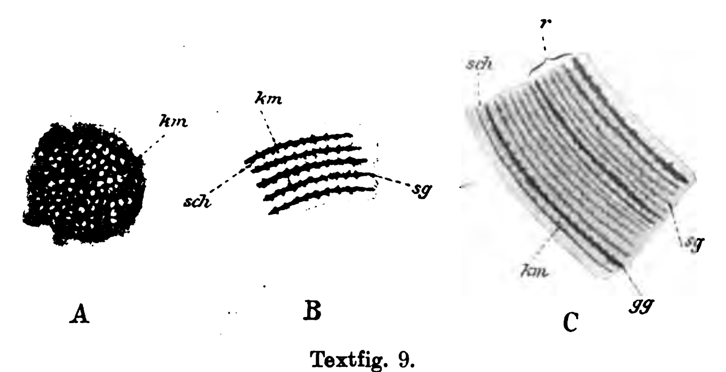
Das allgemeine Aussehen des Statolithen, seine kugelrunde Gestalt, sein geschichteter und radiärer Bau, kurz, seine große Ähnlichkeit mit einigen außerhalb des tierischen Organismus vorkommenden Bildungen, wie Stärkekörner, Inulinsphären und sphäritische Erscheinungsformen einiger anorganischen Salze, wie kohlensauren Kalkes z. B. usw., erwecken in uns den Gedanken, ob diese Übereinstimmung nicht nur zufällig sein, sondern wirklich auf gleicher Entstehungsweise beruhen könnte, um so mehr als ja der Statolith hauptsächlich aus Calciumcarbonat, demjenigen Salz sich aufbaut, das große Neigung zu sphäritischen Bildungen besitzt. Es tritt uns hier somit eine Frage von allgemeinem Interesse entgegen, die, wie HARTING (25, Vorwort) trefflich bemerkt, als Seitenstück zu derjenigen zu betrachten ist, die die Gemüter im Anfange des 19. Jahrhunderts beschäftigte und die bekanntlich WÖHLER im Jahre 1828 im positiven Sinne löste, nämlich die nach der Möglichkeit synthetischer Herstellung der als specifische Erzeugnisse tierischer Organismen geltenden chemischen Körper. An die Stelle dieser nunmehr erledigten Frage der organisch-chemischen Synthese tritt in unsrer Zeit die Frage nach der morphologischen Synthese auf. Bereits haben einige Forscher, vor allem HARTING selbst (25), dann BÜTSCHLI (10, u. a.), LEITGEB, FAMINTZIN und andre, neuerdings LEHMANN (34), die Grundsteine zu derartigen Untersuchungen gelegt. Weil wir gerade in dem Statolithen der Heteropoden-Statocyste ein vortreffliches Objekt zum Vergleich mit ähnlichen, außer Organismen entstehenden, Bildungen haben, will ich hier kurz darauf eingehen.

Wir bemerken, daß das nach vorsichtiger Entkalkung des Statolithen mit Säuren zurückbleibende organische Stroma nur eine deutliche konzentrische Schichtung aufweist, von radiärer Streifung ist meist so gut wie nichts daran zu sehen. Ein ähnliches Verhalten kann man meist auch bei den künstlich in Eiweiß erzeugten Sphäriten beobachten (vgl. auch HARTING 25, S. 18); allerdings ist bei letzteren die konzentrische Schichtung bei weitem nicht so schön und reich wie beim natürlichen Statolithen. Dieser Umstand veranlaßte NATHUSIUS (36), beide Erscheinungen scharf auseinander zu halten: er glaubte, daß die konzentrische Schichtung auf das Vorhandensein der

sogenannten Eiweißhäute im Hühnereiweiß allein zurückzuführen sei, die nach ihm bei der Kristallisation mechanisch in die Sphären einbezogen würden, während er die Radiärstreifung allein für den eigentlichen Ausdruck der Kristallisation der Sphärite ansprach. Wie aber BÜTSCHLI schon früher nachweisen konnte, kommt konzentrische Schichtung auch bei solchen Sphären vor, die kein organisches Stroma enthalten, die nicht im Eiweißmedium erzeugt worden sind, und das sowohl beim kohlensauren Kalk wie auch bei andern Substanzen; ja er konnte eine zur Oberfläche des Körpers parallele Schichtung auch bei verschiedenen andern nicht sphäritischen Kristallen nachweisen, so z. B. bei Salmiak und $CaCO_3$ (BÜTSCHLI 10, S. 124). Auf Grund der Radiärstreifung wurde von A. MEYER und früher schon vielfach von andern für Sphärite ein drusiger oder radialtrichitischer Bau angenommen, indem dieser Autor meinte, dieselben setzten sich aus feinen radial gestellten Nädelchen zusammen. Als Beleg dafür wurde auch die Eigenschaft der Sphärite, speziell der Stärkekörner, angeführt, bei Druck Radialrisse aufzuweisen und auch in zugespitzte pyramidenartige Bruchstücke zu zerfallen. Ich erwähne dies Verhalten hier hauptsächlich darum, weil auch unsre Statolithen eine ausgesprochene Fähigkeit besitzen, schon bei leisestem Druck Risse zu bilden und bei stärkerem Druck in Splitter von pyramiden- bis nadelförmiger Gestalt sich zu bröckeln; solche Risse können zuweilen ein optisches Kreuz vortäuschen, ihre wahre Natur kann aber dadurch erwiesen werden, daß dies angebliche Kreuz beim Drehen des Objektes sich mit demselben dreht. Nun hat aber wiederum BÜTSCHLI (10, S. 327) durch Experimente mit Glaskugeln und sogenannten Klinkern nachweisen können, daß genau dieselbe Eigenschaft, radiäre Sprünge zu bilden, allen, auch homogenen, kugelförmigen Körpern zukommt, wenn ihre zwei entgegengesetzten Pole einem, hier allerdings starken Druck unterworfen werden, so daß diese Eigenschaft nicht als ein Beweis für den trichitischen Bau der Sphärokristalle und somit auch des Statolithen angesehen werden darf.

Was die normale Radiärstreifung der sphäritischen Gebilde anbetrifft, so hielt sie NATHUSIUS (36) für eine sekundär eintretende Erscheinung, die erst nachträglich, durch innere Umbildungen der von ihm als ursprünglich homogen betrachteten Sphärite eintreten sollte. BÜTSCHLI (10) hat aber demgegenüber nachgewiesen, daß eine radiäre Anordnung der durch Zusammenfließen der feinsten Partikelchen der Substanz, der Globulite, entstehenden Hohlkämmerchen auch echten Kristallen zukomme und ein Ausdruck ihres Wachstums

durch Apposition sei und daß man aus solchen Gründen auch die eigentlichen Sphärite den echten Kristallen zur Seite stellen könne und sie dementsprechend nicht als Aggregate von feinen Kristallnädelchen, sondern als echte Kristallindividuen betrachten müsse. Daß diese Betrachtungen auch für unsre natürlichen Statolithen Geltung haben, beweist die Übereinstimmung ihres mikrostrukturellen Baues mit dem der künstlichen Calcosphärite, denn auch hier sind die radial wie konzentrisch angeordneten Hohlkämmerchen gut zu beobachten. Dies wird erstens dadurch bewiesen, daß man bei Oberflächeneinstellung deutlich ein regelmäßiges Kämmerchensystem sieht (*km* in Textfig. 9*A*),



Textfig. 9.

Feinere Struktur des Statolithen. Vergr. 1500. *A*, am ganzen unentkalkten Statolithen, Oberflächeneinstellung; *B*, ebenfalls am ganzen Statolithen; *C*, am entkalkten Stroma; *g*, Schichtengruppe; *gg*, Grenzen der Schichtengruppen; *km*, Hohlkämmerchen; *sch*, einzelne concentrische Schichten; *sg*, Grenzen der einzelnen Schichten.

das bei hoher Einstellung ein sogenanntes falsches Netzbild zeigt, was also darauf schließen läßt, daß wir es hier mit kleinen aneinander gereihten hohlen Kügelchen zu tun haben (vgl. Bütschli 10, S. 20). Zweitens sieht man, daß die Begrenzungen der einzelnen konzentrischen Schichten wellige Linien aufweisen und daß bei tieferer Einstellung jede solche Schicht in eine Längsreihe von hellen, perlschnurartig angeordneten Pünktchen sich auflöst (Textfigur 9*B*). Noch deutlicher wird dies Verhalten bei entkalkten Statolithen, also an ihren Stromata. An diesen letzteren bemerkt man deutlich, daß jede konzentrische Schicht (*sch*) sich aus einer Reihe von Hohlräumchen aufbaut (Textfig. 9 *C*). Nun sieht man hier aber auch, daß das Alternieren der Schichten hier nicht etwa darauf beruhe, daß sich dichtere und dünnere Schichten, das heißt solche, bei welchen die Wände der Kämmerchen dicker und solche, bei welchen sie dünner sind, abwechseln, sondern daß alle Schichten gleich sind, daß sie aber nicht alle miteinander fest verwachsen

sind, vielmehr sieht man zwischen einzelnen Schichtengruppen Spalträume, so daß es den Anschein hat, als ob das Stroma aus einer Menge von ineinander geschachtelten, dünnwandigen Kugeln bestünde (siehe Textfig. 10).

Die erwähnten Schichtengruppen (*g* in Textfig. 9 *C*) bestehen meist aus vier bis sechs fester miteinander verbundenen eigentlichen Schichten (*sch*), von welchen jede aus einer Kämmerchenreihe (*km*) besteht, und deren Abgrenzung gegeneinander (*sg*) blässer und feiner erscheint als die der ganzen Gruppen voneinander (*gg*).



Textfig. 10.
Das entkalkte Stroma eines Statolithenbruchstückes.

Wir sind nun bei der schwierigen Frage angelangt, wie man sich die Durchdringung des Stromas durch den kohlensauren Kalk denken könnte. Wir finden, wie oben dargelegt, daß das Stroma selbst sich schon aus Kämmerchen aufbaut, wir wissen aber nach BÜTSCHLIS Untersuchungen, daß auch Sphärite von reinem $CaCO_3$ ebenfalls durch regelmäßige Apposition von hohlkammerigen Gebilden entstehen, deren Wände sich wahrscheinlich aus zusammenfließenden und später erstarrenden feinen $CaCO_3$-Globuliten bilden. Es fragt sich, wie verhalten sich diese und jene zueinander, fallen die Kämmerchen der einen mit denen der andern Substanz zusammen oder nicht? Ich habe nun mit einem Ocularmikrometer erstens die Anzahl der Schichten bei ganzen Statolithen und bei ihren Stromata, die auf eine und dieselbe Zahl der Skalenteile des Mikrometers fallen, gezählt und dabei vollkommen übereinstimmend immer dieselbe Zahl gefunden: bei diesen wie jenen kamen in der Regel bei 335facher Vergrößerung konstant sieben bis acht Schichten auf je fünf Skalenteile eines $^1/_{10}$ mm-Mikrometers. Dann wurde noch bei einer stärkeren Vergrößerung (1500) die Zahl der Kämmerchen in einer Schicht, die auf je fünf Skalenteile zukamen, beim Stroma und beim ganzen Statolithen bestimmt: für das Stroma waren es meist vier bis fünf, beim Statolithen vier; das Stroma ist nämlich immer im Vergleich mit dem Statolithen etwas geschrumpft infolge der Behandlung. Das Zählen geschah in der Weise, daß ich den Tubus hoch einstellte, so daß jede Schicht eine perlenschnurartige Form annahm, und dann wurden die hellen »Perlen«, von welchen jede einem Kämmerchen entsprach, gezählt. Aus den mitgeteilten

Resultaten geht somit klar hervor, daß die konzentrischen Strukturen des Stromas und des nicht entkalkten Statolithen völlig übereinstimmen, daß also das Kalkkämmerchen mit jedem Stromahohlräumchen zusammenfällt, daß sie eins sind.

Diese Beobachtung und der daraus zu ziehende Schluß werden dadurch bestärkt, daß Bütschli schon früher dieselben Beziehungen zwischen organischem Stroma und Kalksalzen im Krebspanzer feststellen konnte; durch Vergleich von Schliffen und entkalkten Schnitten durch denselben wies er ihre genaue Übereinstimmung im feinsten Bau nach. So sagt er (10, S. 347): »Meine Erfahrungen ergaben, daß die Struktur aller Lagen im verkalkten und entkalkten Zustand im wesentlichen dieselbe ist; woraus folgt, daß die anorganische Substanz nicht in irgendeiner bestimmten Form der organischen eingelagert sein kann, sondern dieselbe gleichmäßig imprägnieren muß, und daß sie vor allem nicht etwa in Hohlräumen der organischen Substanz abgelagert ist. Es ist die nach der Entkalkung restierende Chitinsubstanz, an welche die Kalksalze gebunden sind.« Allerdings besteht das Stroma hier nicht aus Eiweiß, sondern aus Chitin; diese letztere Substanz spielt aber bei Arthropoden dieselbe Rolle, wie conchiolinartige Eiweißkörper, zu welchen wohl auch unser Statolithenstroma nach vorhergesagtem gehören dürfte, bei Mollusken.

d. Bildungsweise der Statolithen.

Es fragt sich, was für eine Bedeutung dem eiweißartigen Stroma des Statolithen zukommen könnte? Harting war der erste, der diese Frage ins Auge faßte. Er ließ kohlensauren Kalk in Eiweißmedien kristallisieren, zunächst nur mit dem Zwecke, die Kristallisation möglichst zu verzögern und dadurch größere und besser ausgebildete Sphärite zu erhalten (25, S. 6). Sein Erstaunen war aber groß, als er bemerkte, daß die ursprünglich indifferente, strukturlose Eiweißlösung an der Bildung der Calcosphärite sich in Form eines wie das Kalksalz selbst strukturierten Stromas beteiligte; er fand auch, daß das Eiweiß infolge dieses Prozesses in seinem chemischen Verhalten modifiziert wurde: es ist in Wasser unlöslich geworden, und wird auch von Kalilauge in der Kälte nicht mehr angegriffen; die Elementaranalyse zeigte ferner, daß die Substanz des Stromas weniger Stickstoff enthielt als das Albumin, von welchem man ausgegangen war (Harting 25, S. 58, Fußnote). Diese neuen Eigenschaften veranlaßten Harting, die Stromasubstanz für einen besonderen Eiweißkörper zu erklären, dem er den Namen Calcoglobulin gab und ihn mit dem

Conchiolin und Chitin (das damals noch für einen Eiweißkörper galt) verglich (25, S. 18). Er glaubte, sie bilde sich aus Albumin unter Einwirkung von $CaCl_2$, denn er konnte sie auch durch einfaches Zusammenbringen von Hühnereiweiß mit einer konzentrierten Chlorcalciumlösung gewinnen.

Eine solche Auffassung scheint mir, abgesehen von dem Vergleich des so veränderten Albumins mit Conchiolin oder gar Chitin im allgemeinen nicht ganz unberechtigt, denn daß eine Kombination des Kalkes mit einer organischen Substanz für das Zustandekommen von stromahaltigen Calcosphäriten notwendig sei, hat ebenfalls HARTING (25, S. 59) nachgewiesen, indem es ihm in keinem Falle gelang, in coagulierten, also schon strukturierten Eiweißmedien derartige Gebilde zu erzeugen, so daß es möglich erscheint, daß eine Verkalkung oder nachträgliche Imprägnierung eines eventuell zunächst entstehenden Stromas mit Kalk nicht vorkommt, vielmehr entstünde beides zugleich durch den Zerfall eines in der Mutterlauge gelösten organischen Körpers, der eine Kombination von Calcium mit eiweißartigen Substanzen darstellen würde. Wie ich sehe (FÜRTH 22, S. 577), hat schon C. SCHMIDT einen ähnlichen Gedanken in bezug auf die Entstehung der Molluskenschalen ausgesprochen. Die erläuterte Annahme erscheint mir plausibel bei Betrachtung der Frage nach dem Mechanismus des Abscheidens des kohlensauren Kalkes im tierischem Organismus überhaupt. Bekanntlich existieren darüber zwei Auffassungen; nach der einen, die von MOINIER DE VILLEPOIX (nach FÜRTH 22, S. 577) vertreten wird, würde der im Blute der Mollusken vermeintlich vorkommende kohlensaure Kalk durch die darin sich ebenfalls reichlich vorfindende Kohlensäure in Lösung als saures Calciumcarbonat $CaH_2(CO_3)_2$ gehalten; wenn nun diese Kohlensäure an der Oberfläche des Tierkörpers (die Erklärung bezog sich auf die Molluskengehäuse) verdunste, so falle das $CaCO_3$ in Form des unlöslichen neutralen Salzes als kristallinischer Niederschlag aus. Nach der andern Hypothese, der von MURRAY und IRVINE (FÜRTH 22, S. 578), der sich auch STEINMANN (FÜRTH 22, S. 579) anschloß, entstünde das $CaCO_3$ bei der Einwirkung des sich im tierischen Organismus stets bildenden $(NH_4)_2CO_3$ auf das mit der Nahrung aufgenommene $CaSO_4$. Letztere Hypothese läuft schließlich, wie FÜRTH (22, S. 579) richtig bemerkt, auf die erstere hinaus; für diese kann ich aber nicht eintreten, denn erstens läßt sie, wie übrigens auch die von STEINMANN, die Frage nach der Herkunft des organischen Stromas unberücksichtigt und zweitens, weil ich mir nicht recht vorstellen kann, warum und wohin etwa die CO_2 aus der Statocyste

verdunsten könnte? Nach außen, d. h. in die umgebende Leibesflüssigkeit, könnte sie nur dann diffundieren, wenn der Partiardruck der Kohlensäure in der Statolymphe höher wäre als in der ersteren; das scheint mir aber eine zu gewagte Annahme. Plausibler erscheint mir, anzunehmen, daß in der Statolymphe eine lösliche, organische Kalkverbindung sein könnte, die hier durch die Vereinigung irgend eines aus dem Blute in die Statocyste gelangenden löslichen Kalksalzes mit der von den Epithelzellen der Statocyste abgeschiedenen, chemisch sich der Cuticula nähernden, albuminoiden Substanz zustande kommen würde. In Berührung mit Kohlensäure, die während des Lebensprozesses der Epithelzellen als Abbauprodukt deren Stoffwechsels entsteht, gelangend, würde diese Verbindung in die Substanz des Stromas und in $CaCO_3$ zerfallen. Einen Hinweis auf die Berechtigung einer derartigen Auffassung erblicke ich auch in den Ergebnissen einer neuesten Abhandlung von Bütschli (11), die sich mit einer verwandten Frage beschäftigt. Er hat darin nämlich nachweisen können, daß die von Biedermann aus dem Krebspanzer und Krebsblute erhaltenen leicht zersetzlichen Kristalle nichts weiteres als wasserhaltiger, kohlensaurer Kalk $CaCO_3 + 6\,H_2O$ sind. Der Krebspanzer soll aber nach den Untersuchungen von Agnes Kelly (zitiert nach Bütschli 11, S. 458) aus amorphem $CaCO_3$ bestehen; nun konnte Bütschli, wie dies auch schon früher beobachtet wurde, durch Einleiten von CO_2 in Zuckerkalklösung einen amorphen kohlensauren Kalk fällen, der etwa 34 % Zucker enthielt und in Wasser von 0° gebracht, dieselben Kristalle von $CaCO_3 + 6\ H_2O$ bildete, die dann weiter leicht in Rhomboeder oder Sphären von wasserfreiem Calcit übergingen (11, S. 465). Einen ähnlichen Vorgang könnte man sich vielleicht auch beim Entstehen und Wachstum des Statolithen vorstellen, mit dem Unterschiede, daß man hier statt des Zuckers die conchiolinartige Stromasubstanz einsetzen würde.

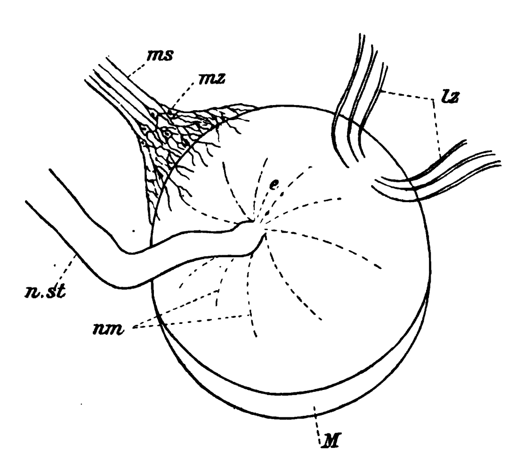
Was nun die biologische Bedeutung des Stromas anbelangt, so wäre sie nach Bütschlis Erfahrungen (11, S. 465) darin zu suchen, daß eine, wenn auch geringe, Beimischung organischer Substanz die Unlöslichkeit, also Widerstandsfähigkeit des $CaCO_3$ erhöht; er konnte nämlich beobachten, daß die von ihm dargestellten, leicht zersetzlichen Kristalle von $CaCO_3 + 6\ H_2O$ sich viel besser hielten, selbst im Wasser von Zimmertemperatur, wenn deren Mutterlauge vorher etwas Hühnereiweiß beigemengt war.

3. Accessorische Organe der Statocyste.

Von accessorischen Organen, die mit der Statocyste in Verbindung stehen, können zweierlei unterschieden werden: erstens der Medianstrang (*ms*) und zweitens die Lateralstränge (*vls* und *hls* in Textfig. 2).

a. Der Medianstrang.

Es ist merkwürdig, daß CLAUS (12) und andre Beobachter diesen Medianstrang übersehen, bzw. mit den Lateralsträngen, die sie für Muskelzüge hielten, zusammengeworfen haben, und doch ist er ein höchst eigentümliches Gebilde, dessen Unterschiede von den andern Strängen sofort in die Augen fallen. Es ist ein Bündel feiner Fäden (*ms*), die, medianwärts zutretend, in der Nähe der Statocyste je in eine Zelle übergehen (*mz* in Fig. 44, Taf. XXIII). Vier bis sieben dieser Zellen sind hier zu einer Gruppe versammelt und jede sendet gegen die Wand der Statocyste drei bis vier dieser Fortsätze aus (Fig. 3, Taf. XX), die sich äußerst reich verzweigen und mit unzähligen feinen Fädchen über die Hüllkapsel der Statocyste verbreiten, besonders über die mediane Seite, zu der sie herantreten. Die Lagebeziehung des Stranges (*ms*) zu der Macula (*M*), dem Nervenzutritt (*e*) und den Lateralsträngen (*lz*) ist auf der beigefügten Textfigur 11 ersichtlich.



Textfig. 11.

Pterotrachea coronata. Statocyste ventral gesehen. Vergr. 150. *e*, Einschnürung des Nervus staticus an dessen Zutrittsstelle; *lz*, Lateralstrangzellen; *M*, Macula; *ms*, Medianstrang; *mz*, Medianstrangzellen; *nm*, Nervenfasermeridiane; *n.st*, Nervus staticus.

Die feinsten Ausläufer der Medianstrangzellen scheinen in keinen Beziehungen zum Epithel der Statocyste zu stehen, wie es RANKE (41, S. 95) meinte; sie durchdringen die Hüllkapsel nicht, vielmehr setzen sie sich an sie mit feinen, knopfartigen Anschwellungen an (*kn* in Fig. 3, Taf. XX). Wenn man die medianwärts ziehenden Ausläufer dieser Zellen verfolgt, so sieht man, daß sie in das Gewirr bindegewebiger Fasern und Zellen übergehen, welches

das Cerebralganglion und die von demselben ausgehenden Nerven umspinnt (Textfig. 2).

Besonders interessant ist nun, daß an lebensfrischen, isolierten Statocysten ab und zu langsame Kontraktionen der Ausläufer der Strangzellen wahrzunehmen sind, und zwar sowohl der medianen als der peripheren Ausläufer. Die Kontraktionen geschehen in der Weise, daß solch ein fadenförmiger Ausläufer sich in zickzack- oder schraubenartige Windungen legt und sich nach einiger Zeit wieder langsam ausdehnt. Was die Funktion dieser Zellen anlangt, so scheint es mir möglich, daß durch ihre Kontraktionen die Spannung der Hüllkapsel erhöht wird und der Zug mittels der oben beschriebenen (S. 363) intraplasmatischen Fäden in den vier pericentralen Stützzellen auf die Ränder der Centralzelle übertragen wird, so daß ihre freie Oberfläche somit stärker ausgespannt wird, was möglicherweise in irgendwelcher Weise zur besseren Reizrezeption beiträgt. Wir könnten hierin vielleicht eine Art Accommodationsvorrichtung erblicken. Manches könnte jedoch auch dagegen sprechen: so z. B. die große Trägheit, mit der die Kontraktionen des Stranges vor sich gehen; auch ist es mir nie gelungen von einer eventuellen Innervation des Stranges etwas aufzufinden.

Morphologisch sind diese Strangzellen wohl aus Mesoderm sich entwickelnde Muskelzellen; ähnliche sternförmige Muskelzellen sind bei Heteropoden weit verbreitet.

b. Die Lateralstränge.

Die Lateralstränge (*vls* und *hls* in Textfig. 2), unter welchen man ein vorderes, ein hinteres und meist zwei schwächere seitliche Bündel unterscheiden kann (Fig. 40, Taf. XXIII), ziehen alle zu einer Stelle der Statocyste hin und heften sich hier an der Hüllkapsel an. Diese Insertionsstelle liegt etwas lateral und dorsal unweit des Nervenzutrittes, wie aus Textfig. 11 (*lz*) näher ersichtlich, ziemlich regelmäßig in der Nähe des antimaculären Pols der Statocyste. Die Stränge selbst bestehen aus langen, spindelförmigen Zellen (Fig. 41, Taf. XXIII), in deren Mitte ein länglichovaler Kern sich findet. Die Ursprungsstelle der von der Statocyste abgewendeten Enden dieser Zellen findet sich für die Zellen des hinteren Bündels zwischen den Zügen der Körpermuskulatur, indem sich hier diese Enden mehrfach verzweigen und ein Geflecht bilden (Fig. 45, Taf. XXIII), das sich in der Muskellage ausbreitet und mit ähnlichen Ausläufern andrer gleicher Zellen in Verbindung zu stehen scheint. Die Zellen des vorderen Lateralstranges setzen sich

in ein eigentümliches, längliches Gebilde fort, das mit umgebenden bindegewebigen Elementen in Verbindung steht und allem Anschein nach selbst bindegewebiger Natur ist (*stf* in Fig. 41 u. 44, Taf. XXIII und Textfig. 2). Die Strangzellen sind zwischen diesem Gebilde und der Insertionsstelle an der Statocyste wie Saiten ausgespannt (Fig. 44, Taf. XXIII).

Claus (12, S. 108) hat diese Lateralstränge für Muskeln gehalten und wollte auch beobachtet haben, daß sie innerviert werden, und zwar von Zweigen, die vom Nervus staticus entspringen. Trotz sorgfältigster Beobachtung konnte ich nie etwas von dieser angeblichen Innervation finden, vielmehr ließ sich feststellen, daß die Beobachtung von Claus über die Verzweigung des zu der Statocyste tretenden Nerven, wie weiter unten näher dargelegt wird, unrichtig war. Auch vermochte ich weder am lebenden, im Fixiergestell angebrachten Tier, noch an isolierten Statocysten irgendwelche Kontraktionen der Lateralstränge zu beobachten; ich halte sie daher für eine bindegewebige Aufhängevorrichtung, welche die Statocyste in der Körperhöhle in einer stabilen Lage suspendiert; es ist klar, daß eine solche Stabilität für ihr Funktionieren als Gleichgewichtsorgan wichtig, ja unumgänglich erscheint.

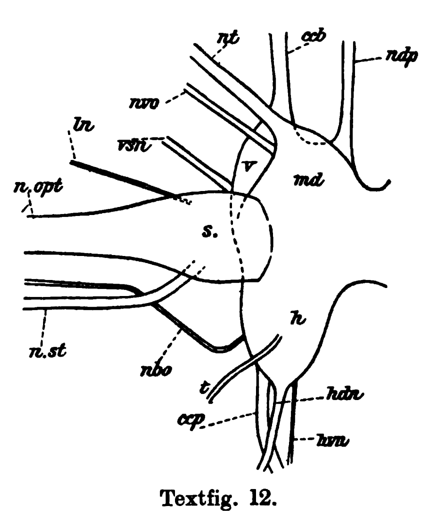
Gegen die Auffassung dieser Stränge als Muskeln spräche auch der Umstand, daß sie sich alle an einer Stelle der Statocystenwand anheften, was ihre Wirkungsweise als Muskeln recht unverständlich machte. Die Strangzellen scheinen sehr dehnbar und elastisch zu sein, weshalb es nicht ausgeschlossen erscheint, daß sie durch ihre stete starke Anspannung die Hüllkapsel in einem gewissen konstanten Spannungszustand erhalten. Bei isolierten Statocysten sieht man diese Zellen viel kürzer und schlaffer an der Wand hängen (siehe Fig. 41, Taf. XXIII).

4. Der Nervus staticus und der Faserverlauf im Cerebralganglion.

Im Anschluß an die accessorischen Gebilde der Statocyste möchte ich den Ursprung und das Verhalten des Nervus staticus, sowie seine möglichen Beziehungen zu den Faserzügen und Zellgruppen im Cerebralganglion besprechen.

Das letztere stellt bei den Heteropoden allem Anschein nach ein Verwachsungsprodukt der eigentlichen Cerebralganglien mit den Pleuralganglien vor. Man kann an ihm zwei Hälften und an jeder Hälfte vier Portionen unterscheiden, wie aus der beigefügten Textfig. 12 ersichtlich: eine vordere Portion (*v*), eine dorsale (*md*), eine seitliche (*s*)

und eine hintere (*h*). Die vordere und die hintere Portion liegen morphologisch-ventralwärts. Von der vorderen, vorwiegend motorischen Portion entspringen drei Nerven: ein medianwärts gelegener, die dorsalen Wände des Rüssels versorgender Nervus dorsalis proboscidis (*ndp*); lateralwärts von demselben, die starke Cerebrobuccalcommissur (*ccb*), und schließlich am hintersten und lateralen Rande der Portion, ganz ventralwärts, noch ein Nerv, der sich zu seitlichen Teilen der Körperwand begibt (*vsn*).



Textfig. 12.

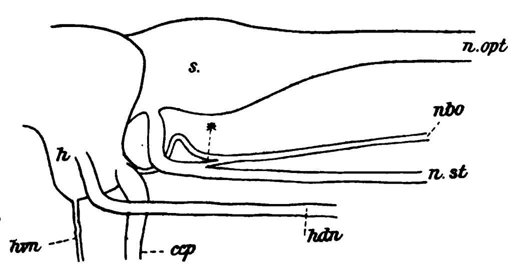
Pterotrachea coronata. Linke Cerebralganglionhälfte von dorsaler Seite aus betrachtet. Vergr. 60. Erklärung im Text.

Von der hinteren, ebenfalls vorwiegend motorischen, Portion des Ganglions entspringen die starke Cerebropedalcommissur (*ccp*) und daneben medianwärts noch zwei Nerven, die die seitlichen Körperwände versorgen: ein feiner (*hvn*) und ein mehr dorsalwärts gelegener (*hdn*); zuweilen entspringt von dieser hinteren Partie noch ein feiner Nerv (*t*) zu dorsalen Partien der Körperdecke, den ich nur bei *Pterotrachea coronata* gefunden habe, nicht aber bei *Pterotrachea mutica*. Lateral und mehr nach vorn und ventral von der Cerebropedalcommissur entspringt der feine, weiter noch zu erörternde Nervus basalis oculi (*nbo*).

Die dorsale Portion, die man auch zusammen mit der seitlichen als eine mittlere, sensible Partie des Ganglions bezeichnen könnte, entsendet zwei sensible Nerven, von welchen der eine (*nt*) die Tentakelstummel und die dorsale Haut in der Umgebung des Auges versorgt (siehe auch Textfig. 2), der andre (*nvo*) ventral vom Auge ebenfalls in dessen Nähe zieht. Die seitliche Portion (*s*) entsendet den mächtigen Sehnerv (*n.opt*), dann einen feinen, etwas davor gelegenen Nerven (*ln*), der zur Haut um die Augen zieht und schließlich noch den hinten und ventralwärts entspringenden Nervus staticus (*n.st*).

Nun hat Claus (12, S. 108) beschrieben, daß sich letzterer Nerv bald nach seinem Abgang vom Ganglion in einen größeren zur Statocyste ziehenden Zweig und ein feines Ästchen teilt, das sich zu den von ihm als Muskeln betrachteten Lateralsträngen begeben sollte.

Nach sorgfältiger Beobachtung konnte ich folgenden Sachverhalt ermitteln: der von CLAUS beschriebene feine Zweig ist nichts andres als die Fortsetzung des von der hinteren Portion des Ganglions entspringenden Nervus basalis oculi (siehe Textfig. 2 u. 12, *nbo*), der merkwürdigerweise an der Kreuzungsstelle mit dem Nervus staticus verbunden zu sein scheint; das centrale Stück dieses Nerven zwischen der Kreuzungsstelle mit dem Nervus staticus und dem Ganglion ist CLAUS entgangen. Dieser Nerv ist motorisch: er entspringt, wie gesagt, von der hinteren motorischen Portion des Ganglions und begibt sich zu seitlichen Muskeln in der Nähe des Auges (Fig. 42, Taf. XXIII); etwas lateralwärts von der Statocyste teilt er sich in drei bis vier Zweige, steht aber in keinerlei Beziehung zu den Lateralsträngen, die, wie oben (S. 40) dargelegt, wohl nicht als Muskeln, sondern als Bindegewebszüge anzusehen sind.



Textfig. 13.

Pterotrachea scutata. Rechte Hälfte des Cerebralganglions von dorsal und etwas hinten aus gesehen. Vergr. 30. *ccp*, Cerebropedalcommissur; *h*, hintere Portion des Ganglions; *hdn*, hinterer dorsaler Nerv; *hvn*, hinterer ventraler Nerv; *nbo*, Nervus basalis oculi; *n.opt*, Nervus opticus; *n.st*, Nervus staticus; *s*, seitliche Portion des Ganglions; *, verbindendes Bündel zwischen Nervus staticus und Nervus basalis oculi.

Obgleich CLAUS das Verhalten unrichtig beschrieben hat, so tritt interessanterweise der Nervus basalis oculi doch in nähere Beziehung zu dem Nervus staticus; ursprünglich hielt ich den Zusammenhang beider Nerven an der Kreuzungsstelle für unwesentlich, ich glaubte, nur ihre Scheiden wären hier verwachsen; nun konnte ich aber an einem mir in die Hände gefallenen Exemplar der selbst in Messina äußerst seltenen *Pterotrachea scutata*, wo die Verhältnisse zufällig sehr klar liegen, sehen, daß vom Nervus staticus ein feines Ästchen sich zu dem beschriebenen Nervus basalis oculi begibt, um mit ihm zu verschmelzen (siehe in der beigefügten Textfig. 13 bei *).

Später konnte ich auch an einer sehr großen *Pterotrachea coronata* feststellen, daß die beiden Nerven an der erwähnten Kreuzungsstelle in innigen Beziehungen stehen und Fasern austauschen; so geht ein Teil der Fasern aus dem centralen Stück des Nervus staticus in das periphere Stück des Nervus basalis oculi hinein, wie auch anscheinend

umgekehrt vom centralen Teil des letzterwähnten Nerven sich ein Faserbündel in das periphere Stück des Nervus staticus begibt (Fig. 43, Taf. XXIII). Letzteres ist aber nicht ganz sicher; auf dem in Fig. 43 abgebildeten Präparate scheint es zwar so zu sein, dagegen ist es bei *Pterotrachea scutata*, wo beide Nerven weiter auseinander liegen und daher ihre wechselseitigen Beziehungen klarer zutage treten, sicher nicht der Fall.

Die Frage, wie das geschilderte eigentümliche Verhalten des Faseraustausches zwischen den beiden Nerven zu erklären ist, vermag ich zurzeit nicht zu lösen, sicher ist es aber jedenfalls, daß es sich hier um keine Beziehungen zwischen den von der Statocyste kommenden Sinnesreizen und den zu ihr ziehenden Strängen, wie CLAUS (12) angenommen, handelt, selbst wenn diese Stränge wirklich muskulös sein sollten, denn die vom Nervus staticus in den Nervus basalis oculi übergehenden Fasern versorgen nicht die erwähnten Stränge, sondern einige Augenmuskeln. Es ist möglich, daß wir hier gewisse, durch Vermittlung des centralen Nervensystems zustande gebrachte Beziehungen zwischen den Statocysten und den Augen vor uns haben, wie man sie für Wirbeltiere schon längst und neuerdings nach den Untersuchungen von CLARK, LYON, PRENTISS, BETHE und FRÖHLICH[1], auch für einige hoch organisierte Wirbellose, namentlich Decapode Crustaceen, kennt: ich meine diejenigen Beziehungen, die die sogenannten kompensatorischen Augenbewegungen bei der Rotation des Tierkörpers veranlassen. Allerdings habe ich derartige Augenbewegungen bei *Pterotrachea* nicht gesehen, was wahrscheinlich mit der Schwierigkeit der Beobachtung zusammenhängen dürfte, weil die Tiere relativ klein und sehr beweglich sind; auch sind die Augen hier nicht wie bei den höheren Crustaceen gestielt, was die Beobachtung bei letzteren sehr erleichtert, sondern sind in die Gallerte des Körpers tief versenkt, so daß es sich hier jedenfalls nicht um ausgiebige Augenbeweglichkeit handeln kann. Ich will aber auf eine Tatsache hinweisen, die ich einige Male beobachten konnte und die, wie mir scheint, für die hervorgehobene Auffassung sprechen könnte: als ich nämlich die Statocysten bei einem im Fixiergestell angebrachten Tiere exstirpierte, sah ich gleichzeitig den an der Basis des Auges sich befindenden Muskel (*am* in Textfig. 2) und einige andre in der Nähe desselben zucken; natürlich konnte es sich dabei vielleicht auch einfach um einen durch die Recision des Nervus staticus ausgelösten Schmerz- oder

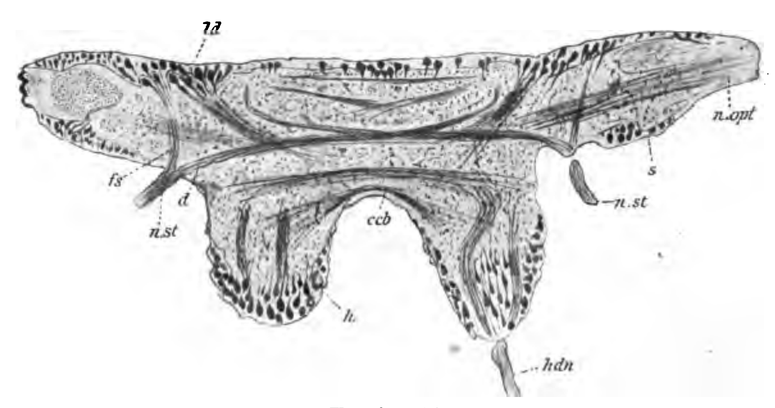
[1] Zitiert nach FRÖHLICH (20), S. 167.

überhaupt Reizreflex gehandelt haben; immerhin scheint mir die Beobachtung doch erwähnenswert.

Ich will nun noch kurz auf die wichtigsten inneren Strukturverhältnisse des Cerebralganglions eingehen, soweit sie in Beziehungen zu dem Nervus staticus stehen und soweit es mir gelungen ist sie zu entziffern. Mit Hilfe der Methylenblaumethode konnte ich aus mehreren Versuchen, wobei sich bald die einen, bald die andern Faserzüge im Ganglion stärker färbten, sowie an Serienschnitten durch das Ganglion folgende Verhältnisse, wie aus Schema 1, Taf. XXIV, ersichtlich, feststellen (die Anfertigung eines großen Modells des Ganglions aus Draht, in dem die einzelnen Faserzüge durch verschieden gefärbte Wollfäden angedeutet waren, leistete mir dabei vorzügliche Dienste): bekanntlich verlaufen die Fasern hier, wie bei den meisten Wirbellosen, im Gegensatz zu Wirbeltieren, im Innern des Ganglions, während die Nervenzellen seine äußeren, oberflächlichen Partien einnehmen; nun findet man im Ganglion zunächst ventral je einen mächtigen Faserzug jederseits, der aus der Cerebrobuccalcommissur (*ccb*) hervorgeht, in der vorderen Partie des Ganglions etwas spindelartig anschwillt, weiter teils in die hintere Portion eintritt und hier medianwärts fächer- oder buschartig ausstrahlt; hier gehen die Fasern in mehrere Anhäufungen von Ganglienzellen über; die größte Zahl der Fasern tritt aber in die gegenüberliegende Hälfte der hinteren Portion über und strahlt erst hier aus, so daß in der Mittelebene des Ganglions eine teilweise Kreuzung der beiderseitigen Züge stattfindet; die beschriebenen hinteren medianen Zellhaufen sind wohl Ursprungskerne der Cerebrobuccalcommissur. Am Beginn der hinteren Ganglionportion gesellen sich diesen Faserzügen auch die Fasern des Nervus dorsalis proboscidis hinzu, welche in der vorderen Partie getrennt von ihnen verlaufen.

Lateral und etwas dorsalwärts von der Ausstrahlung der beschriebenen Commissur und deren Ursprungskernen zieht durch jede Hälfte der hinteren Ganglionpartie ein ungemein dicker Faserstrang, aus der Cerebropedalcommissur stammend (*ccp*), biegt dorsal von dem cerebrobuccalen Zuge medianwärts und tritt in die gegenüberliegende Hälfte der vorderen Portion ein, wo er, wieder dorsal vom Cerebrobuccalzuge, in seine Ursprungszellen ausstrahlt; die Hauptmenge seiner Zellen nimmt die dorsalen und seitlichen Teile der vorderen Ganglionpartie ein. Die letztbeschriebenen beiderseitigen Züge bilden somit im Crebralganglion eine Kreuzung, die vor der Cerebrobuccalkreuzung liegt; ob aber diese Kreuzung total ist, erscheint mindestens zweifelhaft, denn manche Umstände bei der Durchtrennung

beider Ganglionhälften (weiter unten) sprechen dafür, daß eine, wenn auch vielleicht nur kleine Anzahl der Nervenfasern ungekreuzt verläuft. Die Kreuzung der Cerebropedalcommissur liegt vor der Kreuzung der Cerebrobuccalcommissur, beide liegen in dem Mittelstück, das die beiden Ganglionhälften verbindet. Zwischen und auch dorsalwärts von ihnen kann man noch einige, aber bedeutend schwächere Kreuzungen verschiedener Nervenzüge beobachten. Die meisten der zu dem Ganglion tretenden Nerven scheinen in dessen Innerm Kreuzungen zu erfahren, wenn auch sicher nicht alle; so liegen die Ursprungskerne des Nervus tent. und des hinteren dorsalen Nerven (*hdn*), wie es scheint, in derselben Ganglionhälfte, von welcher diese Nerven entspringen. Auch spalten sich zuweilen die Nerven beim Eintritt ins Ganglion in zwei oder mehr Bündel, die im Ganglion einen verschiedenen Verlauf nehmen, indem die einen sich kreuzen und zur gegenüberliegenden Hälfte ziehen, wo ihre Ursprungskerne liegen, die andern aber ungekreuzt in derselben Hälfte verbleiben; das ist ziemlich deutlich z. B. am ventralen, seitlichen Nerv (*vsn*) zu sehen, selbst an mit Methylenblau gefärbten Totalpräparaten.



Textfig. 14.

Schräger Horizontalschnitt durch das Cerebralganglion von *Pterotrachea coronata*, Eisenhämatoxylin, VAN GIESON. Vergr. 30. *ccb*, Kreuzung der Cerebrobuccalcommissur; *d*, dickes Staticusbündel; *fs*, feines Staticusbündel; *h*, hintere Ganglionportion; *hdn*, hinterer dorsaler Nerv; *ld*, lateral-dorsale Zellanhäufung; *n.opt*, Nervus opticus; *n.st*, Nervus staticus; *s*, seitliche Ganglionportion.

Es ist hier nicht der eigentliche Ort, um auf den Faserverlauf im Cerebralganglion näher einzugehen, auch sind meine diesbezüglichen Untersuchungen noch nicht genügend weit vorgeschritten; ich will daher nur kurz auf den Verlauf des Nervus staticus hinweisen. Dieser Nerv teilt sich gleich nach seinem Eintritt in die seitliche Gan-

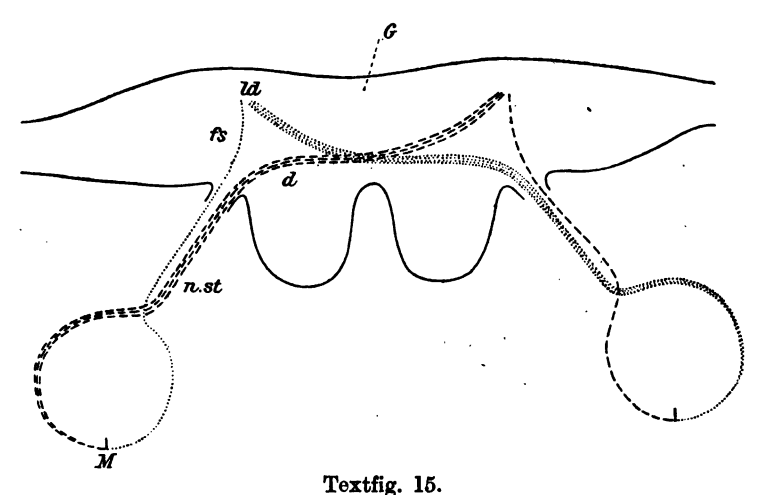
glionportion in zwei Bündel, von welchen das schwächere (*fs*) zwischen den Opticusfasern dorsal und etwas seitwärts zieht, wie aus Textfig. 14 ersichtlich, um zu einer dorsalen Zellenanhäufung (*ld*) in demselben Ganglionteil zu treten. Fraglich ist es aber noch, ob die Fasern dieses Bündels aus den hier vorhandenen Zellen entspringen, oder ob sie nur diese Zellen umspinnen; im ersten Fall würde es sich um Nervenfasern handeln, die ihren Ursprungskern im Ganglion hätten, also wohl motorisch und mit den Nervenfasern der Sinneszellen ungleichwertig wären, denn diese haben ihre Zellen sämtlich im Epithel der Statocyste; es läge daher der Gedanke nahe, das beschriebene Staticusbündel in solchem Falle als aus denjenigen Nervenfasern zusammengesetzt zu halten, die in den Nervus basalis oculi an der oben erwähnten Stelle hinübertreten und sicher motorisch sind und einige Augenmuskeln, die in kompensatorischen Beziehungen zu den Statocysten stehen könnten (vgl. S. 45), versorgen.

Wenn aber diese Fasern des oberen Bündels (*fs*) z w i s c h e n den Zellen der erwähnten Anhäufung (*ld*) endigen und selbst aus den Epithelzellen der Statocyste kommen, so könnten sie vielleicht diejenigen Fasern sein, die in Verbindung mit den Wimperborstenzellen stehen und wohl ihre Ausläufer sind: sind doch diese physiologisch wohl verschieden von den Fasern der Sinneszellen in der Macula!

Auch noch eine andre Annahme könnte für diesen Faserzug im letzteren Fall geltend gemacht werden, ich will aber auf sie etwas weiter unten eingehen und mich vorerst zu dem zweiten, stärkeren Faserbündel des Nervus staticus (*d* in Textfig. 14) wenden. Dieses letztere wendet sich gleich nach dem Eintritt medianwärts und zieht hier, vor dem Zuge des hinteren dorsalen Nerven (*hdn*) vorbei in die gegenüberliegende Ganglionhälfte, so daß es in der Mittellinie zu einer Kreuzung der beiderseitigen Bündel kommt; nun wendet es sich weiter in einem mediankonkaven Bogen dorsalwärts und verliert sich in der Nähe der beschriebenen großen, dorsal-lateralen Zellanhäufung (*ld*), im Gegensatz aber zu dem ersten Bündel in der der gekreuzten Seite.

Somit tritt jederseits eine solche Zellgruppe (*ld*) mit zwei Faserbündeln des Nervus staticus in Beziehungen: einem schwächeren (*fs*) der gleichseitigen und einem stärkeren (*d*) der gegenüberliegenden Statocyste. Dies Verhalten könnte vielleicht in folgender Weise erklärt werden: wenn sich das Tier auf die rechte Körperseite legt, so gleiten auch die Statolithen in beiden Statocysten, ihrer Schwere folgend, nach rechts, das heißt sie drücken auf die Sinneshaare der rechterseits von der Centralzelle gelegenen Sinneszellen der Macula, so daß also

in der rechten Statocyste die lateralwärts, in der linken die medianwärts gelegenen Zellen erregt werden; wenn umgekehrt das Tier sich nach links hinneigt, so drückt der linke Statolith auf die laterale Maculapartie, der rechte auf die mediane. Somit sind die beiden Statocysten, obwohl im morphologischen Sinn einander spiegelbildsymmetrisch, nicht aber im physiologischen, denn die laterale Partie der einen muß immer gleichzeitig dieselben Eindrücke vermitteln, wie die mediane Partie der andern Statocyste. Es ist deshalb wohl leicht verständlich, daß jede Raumempfindung beim Tiere sich auf Grund



Textfig. 15.

Schema zur Erläuterung der Korrespondenz der beiden Maculae. *d*, dickes Staticusbündel; *fs*, feines Staticusbündel; *G*, Cerebralganglion; *ld*, lateral-dorsale Zellenanhäufung *M*, Macula; *n.st*, Nervus staticus; liniert (- - - -) sind die rechten. punktiert (. . . .) die linken korrespondierenden Maculapartien und Nervenfasern der beiden Statocysten.

der Reize, die gleichzeitig von beiden Statocysten kommen, zusammensetzen muß, daß also die Nervenfasern der medianen Partien der einen Statocyste mit solchen aus lateralen der andern zu denselben Bezirken des Ganglions in Beziehungen stehen müssen, wie es näher aus dem Schema auf Textfig. 15 ersichtlich ist. Das beschriebene Verhalten würde ein Seitenstück darstellen zu den Verhältnissen, die für den Gesichtssinn bei Wirbeltieren unter dem Namen der Korrespondenz der Netzhäute bekannt sind, so daß man in unserm Fall von einer Korrespondenz der Maculae sprechen könnte.

Daß die beiden Faserbündel, die von jeder Statocyste kommen, ungleich dick sind, erscheint wohl plausibel, wenn man die Asymmetrie jeder Statocyste in Betracht zieht; wie wir schon oben gesehen haben

(siehe S. 9 und Textfig. 3 ebenda), ist die mediane Seite der Statocyste zwischen Macula und Nervenzutritt bedeutend kleiner als die laterale, so daß es ganz natürlich erscheinen muß, wenn von ihr viel weniger Nervenfasern kommen als von der lateralen; diese Medianfasern jeder Statocyste würden nun den feinen Strang (*fs*) des Nervus staticus im Ganglion bilden, während die zahlreicheren Lateralfasern die dickeren, sich miteinander in der Mittelebene kreuzenden Faserzüge (*d*) darstellen würden.

Das wäre auch die oben (S. 48) angedeutete dritte Annahmemöglichkeit für die eventuelle Bedeutung des feinen Bündels des Nervus staticus.

B. Physiologie der Statocyste.

1. Die Statocyste ist kein Gehörorgan.

Bereits die letztangeführten Betrachtungen des vorangehenden Kapitels brachten uns mit physiologischen Fragen in Berührung; jetzt wollen wir uns jedoch zu deren eingehender und systematischer Erörterung wenden. Die erste und cardinale Frage, die sich dabei aufdrängt, ist die nach der funktionellen Bedeutung der Statocyste im allgemeinen und bei den Heteropoden im speziellen.

Bekanntlich wurden die fraglichen Organe bei den Mollusken, wie auch bei andern Wirbellosen früher für Gehörorgane gehalten, daher auch ihr ursprünglicher Name: Otocysten; Ranke (41, S. 91) sprach sogar von einem Ohr und vom Cortischen Organ bei *Pterotrachea*! allmählich wurde aber die Lehre von den Otocysten als Gehörorganen durch die Untersuchungen von Delage, Breuer, Ewald, Verworn, Engelmann, Loeb, Kreidl, Bethe, Beer, Fröhlich u. a. erschüttert, ja ihre vollständige Unhaltbarkeit so stichhaltig erwiesen, daß nun wohl niemand, außer Hensen (26, 27, 28), für akustische Funktionen der Statocyste und für den Gehörsinn allgemein bei marinen Wirbellosen eintritt.

Delage (15) begründete zuerst die Lehre von den Otocysten als Gleichgewichtsorganen, als Statocysten, und die andern erwähnten Forscher bestätigten und bauten sie weiter aus. Delage selbst stellte sie an Cephalopoden und höheren Krebsen, Schizopoden wie Decapoden, fest; Verworn (47) und Engelmann (16) wiesen dasselbe an Ctenophoren und Medusen nach, Kreidl (32) stellte seine berühmten Magnetversuche mit Eisenstaub an höheren Krebsen an, Bethe (5, 6, 7) und Beer (2, 3) untersuchten ebenfalls höhere Krebse, wie *Mysis*,

Palaemon, Penaeus; letzterer Krebs und Cephalopoden dienten auch FRÖHLICH (19, 20) als Versuchsobjekte. Von den uns interessierenden Heteropoden wurden an den Pterotracheidae von ILYIN (30, 31), sowie von BEER (3, S. 379, Fußnote) Versuche angestellt: beide Autoren konnten keinerlei Beziehungen der Statocysten zur Schallempfindung wahrnehmen, so daß sie sie als Gleichgewichtsorgane ansprachen.

Ich wollte nun zunächst diese Frage nochmals prüfen und stellte deswegen eine Reihe von Versuchen an: die Tiere wurden einzeln in große Glasgefäße oder auch in Aquarien gebracht und bewegten sich in denselben frei umher; sie wurden einige Zeit darin beobachtet, und als sie sich mehr oder weniger ruhig verhielten, erzeugte ich, zunächst in der Luft, verschiedene Töne: es wurde gepfiffen mit einer schrillen Pfeife, geläutet mit einer Glocke, mit einem Stück Holz auf ein Brett geklopft usw.; dann wurde mit verschiedenen Gegenständen an die Wände des Gefäßes, in welchem sich das Versuchstier befand, angeschlagen, ohne jedoch das Wasser in Bewegung zu setzen, und endlich erzeugte ich Schallwellen im Wasser selbst durch vorsichtiges Anschlagen der Gefäßwände von Innen aus, sowie durch Läuten einer Weckeruhr in einem verschlossenen Glasgefäß, das unter Wasser, in welchem das Tier sich befand, gebracht wurde. In allen Fällen war das erzielte Resultat genau das gleiche: auf keinerlei der erzeugten Schallwellen reagierten die Tiere in irgend bemerkbarer Weise, sondern schwammen ruhig umher; wenn man sie aber leise mit einem Glasstab anrührte oder das Wasser, in dem sie sich befanden, erschütterte, oder sie auch in einem dunklen Zimmer plötzlich grell beleuchtete, so machten sie lebhafte Fluchtbewegungen.

Um noch sicherer zu sein, daß die Tiere in keiner Weise gegen den Schall empfindlich sind und weil wir gerade bei diesen Tieren imstande sind, die Statocyste selbst in dieser Hinsicht zu prüfen, stellte ich eine Reihe von gleich zu beschreibenden Versuchen an. Ich habe nämlich bereits im morphologischen Teile (S. 17) dieser Arbeit, das merkwürdige Spiel des plötzlichen Aufrichtens der Wimperborstenbüschel der großen Sternzellen in der Antimacula erwähnt, eine Erscheinung, die, wie BOLL (9, S. 77) mit Recht hervorhebt, eines der merkwürdigsten und interessantesten Schauspiele ist, welche sich dem beobachtenden Auge bieten; nun hat RANKE (41, S. 81) angegeben, daß das Aufrichten und Herabsinken dieser Büschel nicht rhythmisch, wie BOLL (9, S. 78) angenommen, sondern nur auf Reize, und zwar auf Schallreize hin, also reflectorisch, erfolge. RANKE behauptete, daß, wenn man in der Nähe der beobachteten Statocyste, sogar in

der Luft, einen stärkeren Schall erzeugt, dann alle Büschel wie auf Kommando sich aufrichten. Demgegenüber hat aber ILYIN (30) keine Reaktion der Wimperbüschel auf Schallwellen, wohl aber auf Erschütterungen, gefunden.

Ich setzte nun die Tiere in das oben beschriebene Fixiergestell (Textfig. 1, S. 6) und wiederholte die Experimente mit dem Schallerzeugen in der Luft und im Wasser des Versuchsgefäßes auf einer erschütterungsfreien Unterlage, wie sie ILYIN (31) schon angegeben, nämlich auf einem Marmorfensterbrett. In keinem Fall konnte ich irgendwelche Abänderungen in der Rhythmik des Wimperaufrichtens und Absinkens feststellen, die normal weiter vor sich gingen, ich konnte aber entgegen ILYINS Angabe auch keine distinkte Reaktion auf Erschütterungen erzielen, ausgenommen, wenn dieselben sehr stark waren.

Aus allen angeführten Versuchen fühle ich mich berechtigt, mich der Ansicht ILYINS anzuschließen, wonach wir es in der Statocyste der Heteropoden keineswegs mit einem akustischen, durch Schallwellen reizbaren Organ zu tun haben.

2. Die Statocyste als Gleichgewichtsorgan.

ILYIN (30) hat eine Reihe von Exstirpationsversuchen mit Pterotracheen angestellt und auf Grund derselben auch die Statocyste dieser Tiere für ein Gleichgewichtsorgan angesprochen; er sah nämlich, daß bei beiderseitiger Exstirpation dieser Organe die Tiere ihr Orientierungsvermögen verloren; bei einseitiger Entfernung sollen aber nach diesem Autor keinerlei Störungen in der Haltung der Tiere eintreten. Da ich schon beim ersten Orientierungsversuch eine ganz ausgesprochene Wirkung der einseitigen Entfernung der Statocyste beobachten konnte, so stellte ich eine ganze Reihe systematischer Versuche an, deren Beschreibung nun folgt.

Die Tiere wurden in Aquarien (in Villefranche) oder, wo solche mir nicht zur Verfügung standen (in Messina), in große Glasgefäße gebracht und zunächst ihre normale Orientierung und Bewegungsweise beobachtet: bekanntlich schwimmen sie mit der Flosse, also auch mit der ventralen Seite, nach oben, das heißt der Wasseroberfläche zugewendet; als Propeller dient dabei die Flosse, das Propodium, während das hintere Körperende, das Metapodium, als Steuer funktioniert, welches dem Tiere das Emporsteigen und Sinken, sowie Rechts- und Linksschwenkung erlaubt; bei raschen Fluchtbewegungen treten noch abwechselnde Kontraktionen der Körperwandmuskulatur bald der

einen, bald der andern Seite auf, die dem Tierkörper wurm- oder schlangenartige Bewegungen verleihen.

Es frug sich zunächst, wo das Centrum für das Zustandekommen der Bewegung seinen Sitz haben könnte? Folgende Versuche[1] gaben über diese Frage Aufschluß:

Versuch 1.

Einem lebhaft sich bewegenden Tiere wird das Pedalganglion exstirpiert[2]: es tritt sofort eine vollständige Paralyse auf, das Tier sinkt zu Boden und regt sich nicht mehr; nur der Rüssel allein, dessen Muskulatur vom Cerebralganglion aus innerviert wird, macht noch, wenn auch nur schwache Bewegungen; das Tier ist ganz weich und schlaff geworden. Das Herz pulsiert, nachdem es sich vom Eingriff erholt hatte, ruhig weiter; am nächsten Morgen liegt das Tier noch in derselben Lage und an derselben Stelle am Boden des Gefäßes, das Herz schlägt noch, aber viel seltener und schwächer; am Abend steht das Herz still, und das Tier ist tot.

Bei diesem Versuch waren natürlich beide eventuelle Centren, das Pedal- wie das Cerebralganglion von der Kommunikation mit den Muskeln abgeschnitten; daher wurde noch ein zweiter, den ersten ergänzender Versuch notwendig:

Versuch 2.

Einem andern Tiere wird vorsichtig das Cerebralganglion exstirpiert: das Tier liegt zunächst wie betäubt am Boden des Gefäßes, nach einiger Zeit erholt es sich aber und fängt an zunächst am Boden herumzukriechen, dann allmählich auch herumzuschwimmen; die Bewegungen sind aber bedeutend herabgesetzt, das Tier ist schlaff, eine komplette Desorientation ist eingetreten; es steht auf dem Kopfe, überpurzelt sich, fällt auf die Seite und schwimmt meist mit der Flosse nach unten. Nach einer Stunde macht es etwas energischere Bewegungen, die Desorientation ist aber, wie vorher, vollkommen. Am Abend desselben Tages liegt es wieder auf dem Boden und ist ganz schlaff.

Aus beiden angeführten Versuchen geht hervor, daß das Pedalganglion allein der Sitz des Bewegungscentrums sein muß, denn es

[1] Die Versuche wurden sämtlich mit *Pterotrachea mutica* ausgeführt.

[2] Die meisten Operationen wurden im Fixiergestell unter der Lupe mit einer feinen Federschere und Pinzette ausgeführt.

vermag auch allein, ohne dem Cerebralganglion, dieselben Bewegungen der Flosse wie des Metapodiums zu unterhalten, wie beim unverletzten Tiere; nur sind die Bewegungen nicht mehr koordiniert und weniger energisch; beides also, Koordination und Tonus der Muskulatur müssen im Gehirnganglion ihren Sitz haben. Es war a priori vorauszusehen, daß das Durchschneiden der beiden Cerebropedalcommissuren den gleichen Effekt haben würde, wie das Exstirpieren des Cerebralganglions, und der Versuch bestätigte es:

Versuch 3.

Einem frischen Tiere wird beiderseits die Cerebropedal-Commissur etwa in der Mitte ihres Verlaufes durchtrennt; der Eingriff wird vom Tiere viel leichter als die Exstirpation der Ganglien vertragen: es schwimmt sofort weiter herum, nur ist wiederum eine vollständige Desorientierung charakteristisch, auch sind die Bewegungen etwas schlaffer und langsamer als beim normalen Tiere.

Nun frug es sich weiter, ob der Ausfall des Orientierungsvermögens dadurch zustande käme, daß beim Durchschneiden der beiden Commissuren auch die vom Cerebralganglion vermittelte Kommunikation zwischen dem Bewegungscentrum, dem Pedalganglion und den Statocysten zerstört wurde, oder ob hier das Entscheidende das Zerreißen der Bande zwischen dem Pedal- und dem Cerebralganglion selbst war? Wenn letzteres der Fall wäre, so dürfte das Lostrennen der Statocysten vom Cerebralganglion nicht dieselben Erscheinungen der Desorientation und Erschlaffung verursachen wie im vorigen Versuche, denn der Zusammenhang des Pedal- und Cerebralganglions würde in diesem Falle ja bestehen bleiben. So kam ich zum

Versuch 4.

Einem ganz normalen Tier wurde beiderseits der Nervus staticus durchschnitten: es tritt komplette Desorientation ein, wie in den letzten zwei Versuchen; auch die Energie der Bewegungen ist etwas herabgesetzt, aber nicht in dem Maß, wie nach der Durchtrennung der beiden Commissuren.

Daß eine Desorientierung in diesem Versuch eintreten werde, daß also die Statocysten als die eigentlichen Gleichgewichtsorgane sich erweisen würden, habe ich, als ich dies Experiment anstellte, in Anbetracht der Ilyinschen Resultate (30) nicht bezweifelt, ich

erwartete aber, daß ich die zweite, in vorigen Experimenten hervorgetretene Tatsache, nämlich die Herabsetzung der Bewegungsenergie, in diesem Versuche vermissen würde. Das Gegenteil war jedoch der Fall; wenn allerdings diese Herabsetzung auch nicht so ausgesprochen wie vorher war, so war sie doch auch hier merklich: der Tonus der Muskulatur stand also in einer, wenn auch nicht ausschließlichen, Beziehung zu den Statocysten. Diese Vermutung wurde durch folgenden Versuch zur Gewißheit:

Versuch 5.

a. Einem frischen Tiere wird die linke Statocyste exstirpiert; sich frei überlassen, beginnt das Tier sich um die Körperlängsachse zu rollen, und zwar nach der rechten Seite hin, das heißt gegen den Uhrzeiger, wenn man es von vorn, vom Kopf aus, betrachtet; zuweilen ist es etwas gekrümmt, so daß die rechte Körperseite konkav erscheint, und macht Manègebewegungen um eine außerhalb des Körpers vertikal gestellte, der gekrümmten rechten Seite zugewendete Achse; diese Achse kann auch horizontal liegen, so daß das Tier Purzelbäume in einer vertikalen Ebene ausführt, wobei die rechte gekrümmte Körperseite immer gegen das Centrum des beschriebenen Kreises schaut (das ist somit keine eigentliche Purzelbewegung, sondern eine Art Manègedrehung). Solches Treiben dauert recht lange, und wenn das Tier sichtbar ermüdet ist, so sinkt es allmählich auf den Boden des Gefäßes, fährt hier aber meist noch fort sich in demselben Sinne zu rollen und Kreise zu beschreiben.

b. Nun wird auch die rechte Statocyste exstirpiert: das eigentümliche einseitige Rollen hört auf, und die rechte Krümmung gleicht sich wieder aus, dagegen tritt jetzt eine vollkommene Desorientierung des Tieres auf: es schwimmt mit der Flosse nach unten, macht echte Purzelbäume, steht auf dem Kopfe, rollt bald in einer, bald in andrer Richtung, die Bewegungen sind ganz unregelmäßig geworden.

Zur Kontrolle stellte ich den

Gegenversuch 6 an.

a. Einem andern Tier wird zuerst die rechte Statocyste herausgenommen: es tritt eine linksseitige Krümmung und Rollen im Sinne des Uhrzeigers, von vorn aus betrachtet, ein, also genau das Gegenteil von dem, was im vorigen Versuche beobachtet wurde.

b. Auch die andre, also linke Statocyste, wird exstirpiert: es tritt abermals eine komplette Desorientierung in der Haltung und Bewegung des Tieres auf.

Die beiden letzten Versuche sprechen aufs deutlichste dafür, daß der Tonus der Körpermuskulatur zum Teil in einer gewissen Abhängigkeit von den Gleichgewichtsorganen steht, denn bei Auflösung dieser Beziehungen zwischen einer Statocyste und den Muskeln der ihr entsprechenden Körperseite erschlaffen diese und werden in ihrer Wirkung von den im Tonus befindlichen, stärker angespannten und daher leistungsfähigeren Muskeln der gegenüberliegenden Seite überwogen, wodurch einseitige Rollungen und Manègebewegungen zustande kommen. Auf diesen Zusammenhang zwischen Muskeltonus und Gleichgewichtsorganen bei Wirbeltieren (»Labyrinthtonus«) hat zum erstenmal EWALD (17) in seiner klassischen Arbeit »Über das Endorgan des Nervus octavus« hingewiesen. Seitdem ist diese Entdeckung vielfach bestätigt worden; von Wirbellosen wurde dasselbe Verhalten auch für *Carcinus maenas* von BETHE (8), und für *Penaeus* (20, S. 154) und Cephalopoden (19, S. 418 ff und 436) von FRÖHLICH beschrieben. Der letztgenannte Autor fand, daß bei *Penaeus* die Muskulatur der einen Seite unter dem Einfluß der gegenüberseitigen Statocyste steht (20, S. 155), während nach BETHE (8, zitiert nach FRÖHLICH 19, S. 454) beim *Carcinus* die Statocyste auf den Tonus der Muskeln der ungekreuzten Seite einwirkt. Bei *Pterotrachea* scheint ebenfalls letzteres der Fall zu sein, denn wie aus den eben angeführten Versuchen ersichtlich, ruft einseitige Entfernung der Statocyste die konkave Krümmung der entgegengesetzten Seite, also Erschlaffung der Muskulatur auf der statocystenlosen Seite, hervor.

DELAGE hat bei Cephalopoden (15) und BETHE bei *Mysis* (5) nachgewiesen, daß diese Tiere, wenn sie ihrer Gleichgewichtsorgane beraubt sind, doch noch imstande sind sich, wenn auch viel schwieriger, im Gleichgewicht zu halten, indem ihnen der Gesichtssinn Anhaltspunkte dazu liefert; wenn man aber nun solche Tiere blendet, so werden sie völlig desorientiert, die Blendung allein ruft keinerlei Störungen des Gleichgewichtes hervor, solange die Statocysten erhalten bleiben. Ähnliches ist auch aus der menschlichen Pathologie bekannt: man begegnet oft Taubstummen oder solchen Kranken, bei welchen die Labyrinthe beiderseits durch irgend einen krankhaften Prozeß zerstört sind, die aber sich im Gleichgewicht halten, solange sie die Augen offen haben, sie werden meist aber sehr unsicher, wenn dieselben geschlossen werden.

ILYIN (30) hat nun die Versuche von DELAGE auch an *Pterotrachea*, aber mit negativem Resultat wiederholt. Ich habe deswegen dasselbe Experiment mit *Pterotrachea* nachgemacht, um ihr Verhalten dabei nochmals zu prüfen und bin, wie folgender Versuch lehrt, zu denselben Schlüssen, wie ILYIN, gekommen.

Versuch 7.

a. Einer *Pterotrachea mutica* wird der linke Nervus opticus durchschnitten: es tritt keine Störung der Bewegung ein, und das Tier schwimmt ganz normal mit der Flosse nach oben.

b. Auch der rechte Sehnerv wird durchschnitten: auch jetzt tritt keine Gleichgewichtsstörung ein.

c. sobald man aber nun die linke Statocyste exstirpiert, tritt sofort das charakteristische Rollen nach rechts auf; und

d. nach der Exstirpation auch der rechten Statocyste stellt sich, wie immer, komplette Desorientierung ein.

Die Blendung allein hat also gar keine Wirkung auf die Erhaltung des Körpergleichgewichts, die Augen vermögen aber auch nicht, weder beim einseitig, noch beim beiderseitig seiner Statocysten beraubten Tiere die Statocysten zu ersetzen, wie es schon deutlich aus den Versuchen 4, 5 und 6 ersichtlich war, wo die Augen intakt blieben.

Aus dem Vergleich der Versuche 3 und 4 sahen wir schon, daß die Herabsetzung der Bewegung nicht gleichgroß war, wenn wir die Statocysten allein exstirpierten oder die Cerebropedalcommissuren durchschnitten; im letzteren Fall waren die Ausfallerscheinungen ausgesprochener, als im ersteren, so daß es scheint, daß der Muskeltonus nicht nur mit der Statocyste in Beziehungen steht, sondern daß er zum Teil auch von andern, vom Cerebralganglion kommenden Impulsen abhängt. Dieser Unterschied veranlaßte mich, weitere Versuche in dieser Richtung anzustellen: es frug sich vor allem, welche Wirkung die einseitige Durchschneidung der Cerebropedalcommissur auf die Haltung des Tieres ausübte und ob sie dieselben Erscheinungen hervorrief, wie die gleichseitige Entfernung einer Statocyste. Aufschluß darüber gaben folgende Experimente:

Versuch 8.

a. Einem Tier wurde die linke Cerebropedalcommissur durchschnitten: es trat ein Linksrollen und eine Linkskrümmung auf, auch linksseitige Manègedrehung.

b. Nach einiger Zeit wurde auch die rechte Cerebropedal-commissur durchtrennt: das Tier liegt eine Zeitlang wie betäubt, allmählich erholt es sich und kriecht langsam am Boden des Gefäßes herum, dann schwimmt es wieder, ist aber vollkommen desorientiert; auch sind die Bewegungen schlaffer wie sonst.

Gegenversuch 9.

a. Es wird einem andern Tier die rechte Cerebropedalcommissur durchschnitten: es tritt eine Rechtsrollung, schwache Rechtskrümmung und rechtsseitige Manègedrehung auf.

b. Nach Durchschneidung auch der anderseitigen Commissur tritt abermals komplette Desorientierung des Tieres auf.

Aus diesen beiden Versuchen folgt also, daß die einseitige Durchschneidung der Cerebropedalcommissur denselben Effekt hervorruft, wie die Entfernung der gegenüberseitigen Statocyste, denn bei linker Durchschneidung der Commissur tritt Linkskrümmung ein (Versuch 8 a), das heißt Erschlaffung der rechtsseitigen Muskulatur, also dasselbe, was eintritt, wenn man die rechte Statocyste exstirpiert (Versuch 6a). Das könnte, wie mir scheint, nur erklärt werden, wenn man annimmt, daß die von einer Statocyste ausgelösten Tonusimpulse in der Commissur der gekreuzten Seite zum Pedalganglion ziehen (Bahn *a* [grün] in Schema 2, Taf. XXIV), daß sie also im Cerebralganglion eine Kreuzung erfahren; und wirklich haben wir ja schon bei Betrachtung des Faserverlaufes in demselben gesehen, daß ein großer Teil der Staticusfasern hier eine solche Kreuzung erfährt. Im Pedalganglion erfahren die Cerebropedalcommissuren ebenfalls eine Kreuzung, was leicht auf Serienschnitten durch dasselbe und auch auf Totalpräparaten nachzuweisen ist, so daß es verständlich erscheint, daß Durchschneidung einer Commissur die Erschlaffung der Muskulatur der gekreuzten Seite hervorruft. Diese Betrachtungen wurden nun weiter von folgenden Experimenten bewiesen:

Versuch 10.

a. Einem Tiere wird die linke Statocyste exstirpiert: es tritt das gewöhnliche Rechtsrollen und Rechtskrümmung auf.

b. Nun wird die linke Cerebropedalcommissur durchtrennt: das Rechtsrollen hat aufgehört, dafür stellt sich aber jetzt eine schwache Linkskrümmung ein und nach einiger Zeit macht das Tier Manègebewegungen, wobei die gekrümmte linke Seite dem Centrum des beschriebenen Kreises zugewendet ist.

c. Als nun auch die rechte Cerebropedalcommissur durchschnitten wird, tritt vollständige Desorientation und allgemeine Schlaffheit ein.

Die Erscheinung der Umkehrung der Krümmung des Tierkörpers in diesem Versuch bei b. wird verständlich, wenn man folgendes bedenkt: die Linkskrümmung wird durch das Erschlaffen der rechtsseitigen Muskulatur infolge Zerstören der Bande zwischen dieser und der linken Commissur (vgl. Schema 2, Taf. XXIV)[1] bedingt. Wenn der Muskeltonus ausschließlich unter dem Einfluß der Statocysten stünde, so sollte schon jetzt (in b) Desorientierung und Atonie auftreten, denn in b. wurde der Zusammenhang (a^l grün) der rechten Muskulatur (r) mit der rechten Statocyste (st_r) gelöst, während der Zusammenhang (a^r grün) der linken Muskulatur (l) mit der zugehörigen linken Statocyste (st_l) noch früher (in a) zerstört wurde. Man sollte also schon nach b- Eingriff gleichseitige und gleichstarke Atonie erwarten; statt dessen aber beobachtet man noch eine Hypotonie der rechten Seite, was also darauf hinweist, daß linkerseits noch ein Tonus bestehen muß. Dieser Tonus kann nicht von der linken Statocyste ausgehen (Bahn a^r grün), da diese exstirpiert und die erwähnte Bahn somit zerstört ist; vielmehr kann er nur von Impulsen abhängen, die aus dem Cerebralganglion auf dem Wege der erhalten gebliebenen rechten Cerebropedalcommissur kommen [c^r rot). Diese Beobachtung ergänzt also die schon in den Experimenten 3 und 4 erwiesene Tatsache, daß die alleinige Entfernung der beiden Statocysten keine so starke Herabsetzung des Muskeltonus zur Folge hat, wie die Durchtrennung der beiden Commissuren, d. h. die Ausschaltung des ganzen Cerebralganglions.

Versuch 11.

a. Einem Tier wird die linke Statocyste exstipiert: wie immer tritt Rechtsrollung und Rechtskrümmung auf.

b. Hierauf wird die rechte Cerebropedalcommissur durchschnitten: es tritt eine noch ausgesprochenere Rechtskrümmung auf.

c. Auch die linke Commissur wird durchtrennt: Desorientation und Atonie stellen sich nunmehr ein.

Im Versuch 10 trat nach Durchschneidung der linken Commissur eine Umkehrung, im Versuch 11 dagegen stellt sich nach Durchschnei-

[1] Von der Bahn i (blau) muß vorläufig noch abgesehen werden; ihr Nachweis wird erst weiter geführt.

dung der rechten Commissur bei aufgehobenem linken Statocystentonus (a^r grün) eine Verstärkung der durch die linksseitige Entstatung bedingten rechten Krümmung ein, also eine Verstärkung der linksseitigen Hypotonie. Dies bestätigt die aus Versuch 10 gezogenen Folgerungen aufs deutlichste; denn man sieht leicht ein, daß die Differenz des Muskeltonus auf der linken und rechten Seite sich nach Durchschneiden der rechten Commissur vergrößern muß, wenn außer dem Statocystentonus (grün) noch ein selbständiger, sagen wir »Cerebraltonus« (rot) existiert; denn in b. (Versuch 11) wurde beim Durchtrennen der rechten Commissur auch dieser Cerebraltonus (c^r) für die linksseitige Muskulatur vernichtet, während rechterseits sowohl der Cerebraltonus (c^l rot) als auch der von der rechten Statocyste kommende Tonus (a^l grün), die beide in der unbeschäftigten linken Cerebropedalcommissur verlaufen, erhalten blieben. Dies muß natürlich der rechten Körpermuskulatur ein noch stärkeres Übergewicht über die linke geben.

Schließlich wurde noch eine letzte Reihe von Versuchen angestellt, die darauf hinzielten, den Statocystentonus (*a* grün) zu eliminieren, dagegen den Cerebraltonus (*c* rot) allein zu erhalten. Da, wie wir schon vorher sahen, der erstere in der Commissur der Gegenseite verläuft, so versuchte ich seine Ausschaltung dadurch zu bewirken, daß ich das Cerebralganglion in der Mittelebene durchschnitt und darauf in folgender Weise verfuhr:

Versuch 12.

a. Einem Tier wird das Cerebralganglion in der Sagittalebene durchschnitten: das Tier liegt zunächst betäubt am Boden des Gefäßes; allmählich erholt es sich jedoch und macht kriechende Bewegungen, meist mit dem Hinterende voran; nach einer Stunde etwa schwimmt es ganz munter im Gefäß herum, mit der Flosse nach oben; zwangsweise in die verkehrte Stellung gebracht, richtet es sich wieder normal auf, wenn auch nicht so prompt, wie es ein unversehrtes Tier tut. Die Bewegungen sind ersichtlich nicht mehr so energisch wie früher; nach einiger Zeit wird das Orientierungsvermögen geringer, das Tier schlägt Purzelbäume.

b. Weiter wird die linke Cerebropedalcommissur durchschnitten: es tritt eine ausgesprochene linksseitige Krümmung und Linksrollung auf.

c. Auch die rechte Cerebropedalcommissur wird durchtrennt: das Tier ist nun vollständig desorientiert.

Versuch 13.

a. Einem Tier wird das Cerebralganglion median halbiert: das Tier schwimmt ziemlich normal, nur schwächer und unsicherer.

b. Es wird ihm die linke Statocyste exstirpiert: es tritt eine linksseitige Krümmung und Linksrollung auf, wie auch Manègedrehung nach links hin, auch stellt sich das Tier vertikal, mit dem Kopf nach oben, unter fortgesetzter Linksrollung.

c. Nach Exstirpation der übrig gebliebenen rechten Statocyste tritt komplette Desorientierung auf.

Wir sehen aus diesen beiden Versuchen, daß das bloße Durchschneiden des Ganglions noch keine Desorientation hervorruft: woraus folgt, daß die Orientierungsimpulse auch von der Ganglionhälfte derselben Seite, in der die sie auslösende Statocyste sich befindet, ausgehen können; wohl ist aber der Tonus beider Körperseiten in gleichem Maß geschwächt, denn es treten keine einseitigen Zwangsbewegungen auf. Dies kann nicht wundernehmen, denn durch die Operation a wurden diejenigen Bahnen des Statocystentonus (a^l und a^r, grün), welche sich im Ganglion kreuzen, durchschnitten, wohl blieb aber beiderseits der Cerebraltonus (c^r und c^l, rot) in gleichem Maße bestehen. Im Versuch 12 wurde nun die linke Commissur und mit ihr auch die Bahn (c^l, rot) des zu der rechten Körperhälfte in Beziehung stehenden Cerebraltonus zerstört, was natürlich Hypotonie dieser Seite und daher Linkskrümmung hervorrufen mußte.

Der Versuch 13 aber, wo trotz der Erhaltung des beiderseitigen Cerebraltonus (c, rot), nach einseitiger Entstatung dennoch Hypotonie der gegenüberliegenden Körperseite auftrat, scheint dafür zu sprechen, daß von jeder Statocyste (st_r bzw. st_l) außer dem oben erwiesenen, in der gekreuzten Commissur verlaufenden Tonus (a^l bzw. a^r, grün), der auf die Muskulatur derselben Seite (r bzw. l), in der die Statocyste (st_r bzw. st_l) liegt, wirkt, noch weitere Tonusimpulse (i^r bzw. i^l, blau) für die Muskulatur der Gegenseite (l bzw. r) ausgehen, die in der mit der Statocyste gleichseitigen Commissur verlaufen. Wenn die Bahn a (grün) allein existieren würde, so sollte man im Versuch 13 nach deren beiderseitiger Zerstörung (infolge Ganglionhalbierens) erwarten, daß weitere einseitige Eingriffe von keinem Einfluß auf die Symmetrie der Haltung und Bewegung bleiben würden; dagegen erscheint eine solche sekundäre Asymmetrie wohl verständlich, wenn man das Vorhandensein noch einer zweiten, im Versuche unberührten, eben erörterten Bahn (i, blau) annimmt.

Der Ausfall der zwei folgenden Versuche überzeugte mich von dieser Erfahrung noch schlagender:

Versuch 14.

a. Einem Tier wird das Cerebralganglion median durchschnitten: das Tier schwimmt normal, aber schlaffer und unsicherer.

b. Es wird ihm hierauf die linke Statocyste exstirpiert: es tritt Linkskrümmung und Linksrollung auf.

c. Nun wird auch die linke Cerebropedal-Commissur durchschnitten: die Linkskrümmung wird noch ausgesprochener als vorher.

d. Es wird auch die rechte Statocyste exstirpiert: die Linkskrümmung bleibt bestehen.

e. Nach Durchschneiden auch der rechten Cerebropedalcommissur tritt nun die charakteristische Desorientierung auf.

Die Erklärung dieses Versuches wäre folgende: beim Durchschneiden der linken Commissur (in *c*) wurde der für die rechte Muskulatur (*r*) bestimmte Cerebraltonus (c^l, rot), der nach dem Eingriff in b. ihr allein noch übrig blieb, aufgehoben [ihr gleichseitiger Statocystentonus (a^l, grün) wurde beim Durchschneiden des Ganglions, ihr gegenüberseitiger Statocystentonus (i^l, blau) beim Exstirpieren der linken Statocyste vernichtet], während die linke Muskulatur (*l*) nur ihres gleichseitigen Statocystentonus (a^r, grün) bei der Halbierung des Ganglions beraubt wurde, so daß auf sie noch der Cerebraltonus (c^r, rot) und der gegenüberseitige Statocystentonus (i^r, blau) wirkten, weshalb sie das schon in b. über die rechte Seite erlangte Übergewicht auch in c. behaupten und sogar vergrößern konnte. Jetzt (d) wurde noch die rechte Statocyste entfernt: dadurch verlor die linke Körperseite ihren gegenüberseitigen Statocystentonus (i^r, blau), ihr Cerebraltonus (c^r, rot) blieb ihr jedoch erhalten, daher konnte sich die Haltung des Tieres nicht wesentlich ändern: es blieb linksgekrümmt. Erst nachdem auch dieser Tonus (c^r, rot) beim Durchschneiden der rechten Commissur (in *e*) eliminiert war, trat Ausgleichung und komplette Desorientierung ein.

Versuch 15.

a. Es wird einem Tier das Cerebralganglion median halbiert: das Tier erhält sich normal, nur sind die Bewegungen schlaffer und unsicherer.

b. Es wird ihm hierauf die linke Statocyste exstirpiert: es

tritt Linkskrümmung und Linksrollung, auch Linksmanègedrehung auf.

c. Nun wird die rechte Cerebropedalcommissur durchschnitten: das Tier erlangt eine schwache Rechtskrümmung.

d. Nach Entfernen der rechten Statocyste bleibt die Rechtskrümmung bestehen.

e. Erst nach Durchschneiden auch der linken Commissur stellen sich Atonie und vollständige Desorientierung ein.

Den Versuch erkläre ich mir folgendermaßen: nach dem Eingriff in b. behielten die Seiten, wie auch im vorigen Versuch, die rechte (*r*) nur den Cerebraltonus (c^l, rot), die linke (*l*) den Cerebraltonus (c^r, rot) plus den gegenüberseitigen Statocystentonus (i^r, blau); das Durchschneiden der rechten Commissur (in c) zerstörte die beiden letzteren Einflüsse auf die linke Körperseite, während die rechte ihren Cerebraltonus (c^l, rot) intakt behielt; dadurch erlangte sie ein Übergewicht über die nun atonische linke Seite (*l*), was sich in einer Umkehrung der Krümmung von der linken auf die rechte Seite äußern mußte. Der d-Eingriff, wobei die rechte Statocyste entfernt wurde, konnte keinen Einfluß üben, da ihr Tonus (a^l, grün) zu der rechten Muskulatur (*r*) schon beim Eingriff a infolge der Halbierung des Ganglions, der zu der linken Körperseite gehende (i^r, blau) beim c-Eingriff durch Unterbrechung der rechten Commissur vernichtet waren. Daß dabei alles wie in c blieb, bestätigt meine oben dargelegten Auseinandersetzungen durchaus.

Wenn wir nun kurz die aus den mitgeteilten Versuchen gewonnenen Resultate zusammenfassen, so finden wir, daß der Tonus der Körpermuskulatur bei *Pterotrachea* in einer gewissen Abhängigkeit von den Statocysten, die als Gleichgewichtsorgane zu betrachten sind, steht. Es scheint sicher, daß jede Körperseite unter dem Einfluß jeder der beiden Statocysten steht, wobei die von der gleichseitigen Statocyste kommenden Impulse (*a*, grün) in der gekreuzten Cerebropedalcommissur verlaufen, daß sie also eine Kreuzung im Cerebralganglion und eine zweite im Pedalganglion erfahren, während die von der gegenüberseitigen Statocyste kommenden Impulse (*i*, blau) in der gleichseitigen Commissur sich bewegen und daher nur eine Kreuzung im Pedalganglion erfahren. Außerdem steht der Tonus jeder Körperseite, wie wir fanden, noch in einer von den Statocysten unabhängigen, durch die Commissur der Gegenseite vermittelten, Beziehung zum

Cerebralganglion, die ich hier der Kürze halber als Cerebraltonus (*c*, rot) bezeichnet habe.

Ich habe über diese Versuche hier ziemlich ausführlich berichtet, weil gerade diese Tiere wegen ihrer Durchsichtigkeit, sowie die günstige Lage des Nervensystems und der Statocysten uns die mannigfaltigsten Kombinationen der operativen Eingriffe gestatten, was wohl die Aufklärung der dunklen Frage nach dem Faserverlauf und der gegenseitigen Beeinflussung im Nervensystem von Wirbellosen wesentlich erleichtern könnte.

Am Schluß dieses Kapitels möchte ich noch anführen, daß Fröhlich (19, S. 427) bei *Eledone*, wie auch bei *Penaeus* (20, S. 160) eine gesteigerte Reflextätigkeit nach Entstatung beobachten konnte, die sich in allgemeiner Unruhe, heftiger Retraktion der Tentakel bei leisester Berührung, Zunahme des Corneal- bezw. Conjunctivalreflexes u. a., äußerte. Ich konnte ähnliches bei *Pterotrachea* nicht beobachten; vielmehr schien mir eher, daß nach Entstatung eine Herabsetzung der Reflexerregbarkeit beim Berühren, Erschüttern und plötzlichen Belichten sich kundgibt, wie auch überhaupt die operierten Tiere in ihrem ganzen Verhalten meist matter erscheinen.

Ich will hier eine kurze Betrachtung folgen lassen über die möglichen Gründe, daß beiderseits entstatete und daher desorientierte Tiere meist mit der Flosse nach unten schwimmen, also umgekehrt wie normal. Das könnte vielleicht seine Erklärung darin finden, daß das desorientierte Tier in eine physikalisch stabilere Gleichgewichtslage gerät, denn bei der Stellung des Tierkörpers mit der Flosse nach unten befindet sich wohl der Schwerpunkt in einer tieferen, also stabileren Lage. Auf ähnliches Verhalten andrer entstateter Tiere haben schon Bethe bei *Mysis* (5, zitiert nach Beer, 3, S. 373) und Beer bei *Penaeus* (3, S. 374) hingewiesen. Der Umstand, daß diese Tiere, wie auch *Pterotrachea* de norma sich in einer labilen Lage bewegen, könnte vielleicht darauf hinweisen, daß eine solche Lage bei flinker Bewegung im Wasser gewisse Vorteile vor einer stabilen bieten dürfte.

3. Mechanismus des Funktionierens der Statocyste.

Nachdem wir uns überzeugt haben, daß die Statocyste von *Pterotrachea* und der Analogie auch der andern Heteropoden als Gleichgewichtsorgan funktioniert, ist es interessant, der Frage nach ihrem Mechanismus selbst etwas näher zu treten.

Das Prinzip solcher Organe ist ja allbekannt: der schwere Statolith drückt, je nach der Haltung des Tierkörpers, bald auf die einen,

bald auf die andern der mehr oder weniger starren Sinneshaare der Maculazellen, welche dann mittels ihrer Nervenfortsätze die erhaltenen Sinneseindrücke zum Cerebralganglion leiten, wo sie verarbeitet, koordiniert werden und das Tier über seine jeweilige Lage orientieren bzw. die adäquaten Reflexe auslösen.

Auf die wahrscheinliche Korrespondenz der Macularegionen in der rechten und der linken Statocyste habe ich schon auf Seite 9 hingewiesen, wie auch darauf (S. 7), daß die auf den ersten Blick merkwürdig erscheinende Lage der Macula, nämlich dem Nervenzutritt gegenüber, von der eigentümlichen Haltung der Heteropoden abhängt: nämlich mit der Flosse, der morphologisch ventralen Seite nach oben; es ist verständlich, daß die Macula, um bei solcher Haltung der Tiere Druckreize vom Statolithen zu empfangen, naturnotwendig physiologisch ventral, also morphologisch dorsal, d. h. vom Nerven abgewendet, sich ausbilden mußte.

Schon oben wurde das Spiel des Aufrichtens und Herabsinkens der Wimperbüschel der Sternzellen der Antimacula erwähnt; ich will nun versuchen dessen Mechanismus zu klären. Die Synchronie des Wimperaufrichtens aller dieser Zellen ist wohl verständlich, wenn man sich erinnert, daß sie innerviert und alle miteinander durch plasmatische Fortsätze verbunden sind, weshalb Zustandsänderungen der einen Zelle leicht auf die übrigen übertragen werden können.

Wie gesagt, stehen alle diese Zellen in Abhängigkeit vom Nervensystem, denn wie ich oben nachweisen konnte, werden sie sicher vom Nervus staticus und also vom Cerebralganglion innerviert. Es fragt sich aber, welcher Natur diese Innervation sein könnte, motorischer oder sensibler? Frühere Autoren, wie Leuckart (35), Leydig (36) und andre, die die Innervierung nicht beobachtet, jedoch postuliert haben, und auch Boll (9, S. 80), der auf Grund seiner Beobachtungen für sie eintrat, hielten sie für sensibel, indem sie diese Zellen als eigentliche Hörzellen betrachteten; ja man wollte sogar in der verschiedenen Länge der Cilien eine sehr vollkommene Einrichtung für die Wahrnehmung verschiedener Töne erblicken. Ich lasse hier aber besser ein Zitat von Ranke (41, S. 82) folgen, in welchem er diese Auffassung darstellt, ohne sich ihr jedoch selbst anzuschließen: »Nehmen wir mit den bisherigen Forschern an, daß diese Cilienbüschel akustische Endapparate des Ohres sind, so scheint das Gehörorgan durch das Aufrichten der Cilienbüschel gegen den Otolithen außerordentlich geeignet, Tonempfindungen in dem Helmholtzschen Sinne des Mitschwingens zu vermitteln. Die Cilien scheinen straff an dem Otolithen anzuliegen,

indem sie wie Radien nach fast allen Seiten der Kugel von ihm ausstrahlen. Sie erscheinen als musikalische Saiten, welche durch die unter ihnen hinziehenden akustischen Wellenbewegungen der Endolymphe in Mitschwingungen versetzt werden können. Je nach ihrer verschiedenen Länge, der auch eine Verschiedenheit in der Dickendimension entspricht, erscheinen die einzelnen Cilienbüschel geeignet, durch verschiedene Töne in verschiedenstarker Weise in Mitschwingungen versetzt zu werden. Wir glauben ein musikalisches Instrument von dem Bau einer Harfe oder des Inneren eines Klaviers vor uns zu sehen, deren verschieden lange, verschieden dicke, gespannte Saiten so geeignet sind, bei verschiedenen Tönen in Mitschwingungen zu geraten.«

Neuerdings hält auch BEER (3, S. 379, Fußnote) die fraglichen Zellen bei *Pterotrachea* für sensibel, soweit es aus seiner kurzen Fußnote hervorgeht (er sagt aber selbst, seine Ansicht wäre vorläufig ganz hypothetisch). Freilich glaubt er nicht an ihre akustische Funktion, vielmehr sollen sie statische Reize vermitteln und zwar in folgender Weise: »Es könnten«, meint er (ibid.), »in so gebauten Statocysten Drehungen durch ein drehendes Vorübergleiten der Kugel an den Cilien, Veränderungen der Beschleunigung nach verschiedenen Richtungen durch Druck auf jeweils verschiedene Cilienspitzen angezeigt werden.«

CLAUS (12, S. 109 u. 113) und RANKE (41, S. 82, § 3) waren es, die diesen Wimperborstenzellen sensible Funktionen entschieden absprachen, wobei letzterer darauf hinwies, daß der ganze fragliche Vorgang des Wimperaufrichtens darauf eingerichtet zu sein scheint, um den Statolithen gegen die allein mit eigentlichem Sinnesepithel, und zwar, wie sie beide glaubten, Hörepithel, ausgerüstete Stelle der Statocyste, nämlich die Macula, zu stoßen. Da es RANKE schien, daß das Aufrichten auf verschiedene Reize hin erfolgte, so sprach er es als einen Reflexvorgang, als eine Art Accommodation an (41, S. 93); freilich leugnete er (wie auch CLAUS) die Innervation der Wimperborstenzellen und wurde dadurch zu einer ganz unwahrscheinlichen Auffassung des Vorganges gedrängt; er glaubt nämlich, daß die Sinneszellen der Macula in einer vom Centralnervensystem vermittelten reflectorischen Beziehung zu den Lateralsträngen stünden, die er für Muskeln hielt. Letztere sollten sich mit feinen Sehnen an die Basis der Wimperborstenzellen heften und bei ihrer Kontraktion an den basalen kugelig-abgerundeten Enden der Wimperborsten ziehen, die als Gelenkköpfe wirkten, worauf das Aufrichten erfolgen sollte (41, S. 95).

Ich stimme der Auffassung RANKES bei, daß die Wimperborstenzellen keine reizempfangenden Organe sein können, wie auch dem, daß das Aufrichten der Wimpern zum Fixieren des Statolithen und seiner Annäherung an die Macula dient (vgl. auch S. 18, Textfig. 4 u. 5), dagegen glaube ich mich nach den morphologischen Befunden berechtigt, zu behaupten, daß der Anstoß zur Aufrichtung vom Centralnervensystem mittelst der Nervenfortsätze dieser Zellen erfolgt, so daß ihre Innervierung, meiner Meinung nach, motorischer Natur sein dürfte. Das wird auch dadurch bestätigt, daß beim Kneifen des Nervus staticus mit einer Pinzette zuweilen (jedoch nicht immer: woran letzteres liegt, vermag ich nicht anzugeben) ein plötzliches Aufrichten der Wimperborsten eintritt. Dies gilt auch für isolierte Statocysten, wo der Zusammenhang der sensiblen und der motorischen Nervenfasern mit dem Cerebralganglion aufgehoben ist, was gegen RANKES Annahme einer reflectorischen Verbindung zwischen Reizreception und Wimperaufrichten sprechen muß.

Ich will nun den erwähnten Vorgang etwas näher betrachten. Alle Autoren sind bis jetzt von der Annahme ausgegangen, daß die Aufrichtung der Wimpern in der Heteropoden-Statocyste die eigentlich tätige Phase sei, daß sich dagegen die Wimperborsten und ihre Zellen in der Ruhe befinden, wenn erstere der Statocystenwand anliegen. Ich halte nun gerade das Entgegengesetzte für richtig, und zwar aus Gründen, die ich auch schon oben (S. 19) erwähnte. Bei nicht fixierten, also vom Tod nicht plötzlich überraschten, sondern allmählich abgestorbenen Statocysten fand ich fast immer sämtliche Wimperborsten in aufgerichteter Stellung; beim Zerzupfen frischer Statocysten gelang es mir einige Male Wimperbüschel samt ihrem Polster von der Zelle isoliert zu erhalten, sie waren in solchen Fällen stets aufgerichtet, nie gekrümmt; schließlich konnte ich an lebenden Statocysten beobachten, daß die Cilien in der gekrümmten, vermeintlichen »Ruhelage« ganz leise zitterten, und zwar nicht nur mit ihren Enden, sondern in ihrer ganzen Länge bis zur basalen Knickungsstelle hin.

Auch folgende Überlegungen führen zu derselben Auffassung: in der »Ruhelage« schwebt der specifisch schwere Statolith in der Mitte der Statocyste; wie ist denn das möglich, fragt man sich zunächst? Nun, das ist wohl möglich, wenn auf den Statolithen ein Druck ausgeübt wird, der seiner Schwere entgegen wirkt. Wodurch könnte aber der Druck bedingt sein? In unserm Falle selbstverständlich nur durch Strömungen in der Statolymphe, die, wie es mir scheint, durch das erwähnte leise Zittern der Wimperborsten in der vermeintlichen »Ruhe-

lage« hervorgerufen werden. Und zwar müßten hier diese Strömungen den durch die Pfeile in Textfig. 4 (S. 18) angedeuteten Weg in der Statocyste nehmen, worauf mich Herr Prof. BÜTSCHLI aufmerksam machte: also vom antimaculären Pol allseitig den Wandungen entlang zur Macula hinab und von hier springbrunnenartig aufsteigend gegen den Statolithen; weiter würden sie, diesen allseitig umspülend, wieder zum antimaculären Pol heraufsteigen. Das Spiel wäre etwa zu vergleichen mit dem jedermann bekannten Tanzen einer Glaskugel im Wasserstrahl eines Springbrunnens. Ein Zittern des Statolithen in der Schwebelage ist schon älteren Forschern aufgefallen; es wird wohl dadurch bedingt sein, daß bald eine, bald andre Strömungen überwiegen und den Statolithen im entsprechenden Sinne zu drehen suchen.

An aufgerichteten Wimperborsten konnte ich keine Schwingungen wahrnehmen, selbst nicht ihrer freien Enden, wie es BOLL (9, S. 78) gesehen haben will (er sagt aber selbst, diese feine Bewegung wäre passiv).

Von Zeit zu Zeit, anscheinend rhythmisch, wird die Kontraktion der Cilien durch vom Ganglion kommende Impulse aufgehoben, sie werden gleichsam entspannt und richten sich vermöge ihrer Elastizität auf, wobei sie den Statolithen gegen die Macula drängen, wo dieser, nach Aufhören der Rotation der Schwere folgend, je nach seiner und des Tieres Lage auf die Sinneshaare der verschiedenen Sinneszellen drückt und so dem Tiere Aufschluß über dessen Lage erteilt; die große Centralzelle scheint dabei allein die normale horizontale, die übrigen Sinneszellen die verschiedenen Inclinationslagen anzugeben.

Unwillkürlich rollt sich die Frage auf, welchen Sinn der ganze Vorgang des rhythmischen Wimperaufrichtens haben könnte? Vom teleologischen Standpunkt aus betrachtet, scheint er mir ganz zweckmäßig zu sein: es könnte damit eine größere Leistungsfähigkeit des Organs bezweckt sein, denn beim Abheben des Statolithen von der Macula wird den Sinneszellen die Möglichkeit gegeben, sich auszuruhen, und beim nächsten Aufdrücken des Statolithen wieder gleich reizempfindlich zu sein, während sie die stete Reizung durch den Statolithen unnütz ermüden und bald gegen die Reize abstumpfen würde. Somit würde das Tier über seine jeweilige Lage nicht kontinuierlich, sondern in rhythmisch aufeinanderfolgenden Zeitintervallen informiert sein. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, daß die Frequenz dieser Rhythmik von der Schnelligkeit, mit welcher das Tier sich jeweils bewegt, abhängen könnte; ich muß aber entschieden ihre reflectorische

Abhängigkeit von den von der Macula ausgelösten Reizen in Abrede stellen; denn außer den schon oben angeführten Gründen (S. 67) ist es nicht leicht einzusehen, welchen Sinn eine Korrelation zwischen der Lage des Tieres und einer Accommodationseinrichtung für bessere Orientierung über diese Lage haben könnte, es scheint vielmehr von größerem Vorteil, daß das Organ in allen Lagen des Tieres eine gleichscharfe Empfindlichkeit aufweisen könnte.

Noch eine letzte Frage und der Versuch deren Beantwortung drängen sich mir auf, nämlich die, wodurch die Kontraktion der Cilien in der sogenannten »Ruhelage« und ihre rhythmische Entspannung bedingt werden könnten? Man könnte sich ja vielleicht denken, daß sie vom Cerebralganglion aus tonisch erregt werden und infolgedessen im Zustande einer dauernden Kontraktion verharren, und daß dann zeitweise durch irgendwelche Einflüsse dieser Tonus im Ganglion rhythmisch aufgehoben werde. Daß dem aber nicht so sein kann, wird durch das Fortdauern des Wimperborstenspieles bei isolierten Statocysten bewiesen: denn wenn eine tonische Erregung durch das Cerebralganglion existierte, so müßte sie nach Durchschneidung des Nervus staticus schwinden, die Wimperborsten sollten sich entspannen, aufrichten und in dieser Lage verharren; das ist aber tatsächlich nicht so: die abwechselnden Kontraktionen und Entspannungen dauern fort, wenn auch unregelmäßiger als sonst. Das spricht dafür, daß der Grund der Kontraktion in den Wimperborstenzellen selbst liegen muß, daß dieselbe also autonom erfolgt, wie es allgemein für Flimmerepithel bekannt ist. Die sich aber in Entspannung äußernde Reaktion derselben auf das Kneifen des Nervus staticus, sowie die zweifellose Innervation dieser Zellen weisen darauf hin, daß der sich rhythmisch wiederholende Anstoß zur Entspannung der Cilien vom Cerebralganglion kommt; durch einen Nervenimpuls wird die autonome Kontraktion der Borsten zeitweilig sistiert, worauf sie nach Schwinden dieses Impulses wieder zur autonom erfolgenden Kontraktion zurückkehren, die für das Schweben des Statolithen und inzwischen Ausruhen der Sinneszellen notwendig ist.

Gegen den centralen Ursprung des rhythmischen Anstoßes zur Entspannung der Wimperborsten spricht scheinbar das Fortbestehen des Spieles an isolierten Statocysten, aber, wie ich glaube, nur scheinbar, denn die Erregung der motorischen Nervenfasern könnte ja in solchem Falle von dem Absterbeprozeß an deren quergeschnittenen Enden bedingt sein; es dürften dabei vielleicht auch noch andre Faktoren im Spiele sein, die ihrerseits auf den Gang des Wimperspieles

einwirken könnten: so z. B. der schon von RANKE (41, S. 80) angegebene Erstickungskrampf. Darauf würde auch die Unregelmäßigkeit des Spieles bei isolierten Statocysten hinweisen.

4. Funktionen der accessorischen Organe der Statocyste.

Um Wiederholungen zu vermeiden, will ich hier nicht näher auf dieselben eingehen, denn sie wurden eingehend bereits bei der Besprechung der Morphologie dieser Gebilde (S. 40 u. 42) erörtert, ich will hier nur kurz daran erinnern, daß ich den Medianstrang für ein muskulöses Organ halte, das vielleicht auf die Spannung der Hüllkapsel der Statocyste und indirekt auf die Ränder der Centralzelle einzuwirken imstande wäre, während die Lateralstränge, wie mir scheint, nur eine bindegewebige Aufhängevorrichtung der Statocyste darstellen, deren einzelne Strangzellen wohl sehr dehnbar, nicht aber kontraktionsfähig zu sein scheinen; mir wenigstens gelang es nie, sie sich kontrahieren zu sehen, während das in bezug auf den Medianstrang wohl gelang, wie schon Seite 41 erwähnt wurde. Ich habe die Lateralstränge mehrmals mit einer Präpariernadel angestochen, mit Pinzette gekniffen, aber alles resultatlos. Schließlich wollte ich die Angelegenheit noch in andrer Weise prüfen. Ich habe gelegentlich beobachtet, daß Injektion von Curare die Reflexerregbarkeit der Tiere sehr erhöht und sie zuweilen in einen Zustand, ähnlich dem Strychnintetanus bei Wirbeltieren, versetzt (das Tier wurde beim leisesten Anrühren ganz rigid, während normal es sich beim Berühren nach der getroffenen Seite wendet; Strychnin hatte auf *Pterotrachea* keine charakteristische Wirkung, obgleich es sie rasch abtötete; auf Crustaceen hingegen wirkt Strychnin nach BEER [2, S. 21] in derselben Weise wie auf Wirbeltiere). Ich brachte daher ein curarisiertes Tier in das Fixiergestell und beobachtete die Lateralstränge; von einer Kontraktion derselben war nichts zu sehen, während die Körpermuskeln im Zustande dauernder Zusammenziehung verharrten. Das erwähnte Gift, wie auch Strychnin, hatte scheinbar keine Wirkung auf die Statocyste. Dennoch wären weitere Versuche sehr wünschenswert, denn die erwähnten Experimente geschahen kurz vor meiner Abreise aus Messina und konnten nicht ausgiebig behandelt werden.

Am Schluß dieser Untersuchungen sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. BÜTSCHLI, sowie auch Herrn Professor Dr. SCHUBERG, meinen verbindlichsten Dank für das ständige Interesse, die freundliche Unterstützung und manchen wert-

vollen Rat beim Ausführen dieser Arbeit auszusprechen. Ferner möchte ich noch Worte des Dankes an die Herren Professor Dr. v. DAVIDOFF und Professor Dr. L. NICOTRA richten für die freundliche Überlassung eines Arbeitsplatzes an der Zoologischen Station zu Villefranche sur Mer bzw. im Zoologischen Institut zu Messina.

Heidelberg, im September 1907.

Literaturverzeichnis.

1. APÁTHY, 97, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitt. a. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. XII. S. 495—748.
2. TH. BEER, 98, Vergleichend-physiologische Studien zur Statocystenfunktion. I. Über den angeblichen Gehörsinn und das angebliche Gehörorgan der Crustaceen. PFLÜGERS Arch. Bd. LXXIII. S. 1—41.
3. — 99, II. Versuche an Crustaceen (Penaeus membranaceus). PFLÜGERS Arch. Bd. LXXIV. S. 364—382.
4. H. BEHRENS, 99, Anleitung zur mikrochemischen Analyse, 2. Aufl. L. Voss.
5. A. BETHE, 95, Die Otocyste von Mysis. Zool. Jahrbücher, Anat. Abt. Bd. VIII. S. 544—561.
6. — 94, Über die Erhaltung des Gleichgewichts. I. Biol. Centralblatt. Bd. XIV. S. 95—114.
7. — 94, Dasselbe. II. Teil. ibid. S. 563—582.
8. — 97, Das Nervensystem von Carcinus maenas. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. L. S. 460.
9. F. BOLL, 69, Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. V. Supplement S. 73—91.
10. O. BÜTSCHLI, 98, Untersuchungen über Strukturen. Leipzig, Wilhelm Engelmann.
11. — 07, Über die Natur der von BIEDERMANN aus Krebsblut und Krebspanzer erhaltenen Kristalle. Biolog. Centralbl. Bd. XXVII. S. 457—466.
12. C. CLAUS, 76, Das Gehörorgan der Heteropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. S. 103—117.
13. — 78, Über den akustischen Apparat im Gehörorgan der Heteropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. S. 341—348.
14. O. COHNHEIM, 04, Chemie der Eiweißkörper. 2. Aufl. Braunschweig, Vieweg.
15. Y. DELAGE, 87, Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organes d'orientation locomotrice. Arch. de zool. expér. 2 Série. Tome V. p. 1—26.
16. TH. W. ENGELMANN, 87, Über Funktion der Otolithen. Zool. Anz. Bd. X. S. 439—444.

17. J. R. EWALD, 92, Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden, Bergmann.
18. H. FOL, 76, Sur le développement des Hétéropodes. Arch. de zool. expériment. Tome V.
19. A. FRÖHLICH, 03, Studien über die Statocysten. I. Versuche an Cephalopoden und Einschlägiges aus der menschlichen Pathologie. PFLÜGERS Arch. Bd. CII. S. 415—472.
20. — 04, II. Versuche an Krebsen, PFLÜGERS Arch. Bd. CIII. S. 148—168.
21. — 04. Über den Einfluß der Zerstörung des Labyrinthes beim Seepferdchen, nebst einigen Bemerkungen über das Schwimmen dieser Tiere. PFLÜGERS Arch. Bd. CVI. S. 84—90.
22. O. v. FÜRTH, 03, Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena, Gustav Fischer.
23. C. GEGENBAUR, 55, Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Leipzig.
24. A. GURWITSCH, 04. Morphologie und Biologie der Zelle. Jena, G. Fischer.
25. P. HARTING, 72, Recherches de morphologie synthétique sur la production artificielle de quelques formations calcaires organiques. Naturk. Verhandel. d. k. Akad. Amsterdam. Afdel. d. Nat. Deel 14. 84 p., 4 Taf.
26. V. HENSEN, 63, Studien über das Gehörorgan der Decapoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIII. S. 319—402.
27. — 93, Vortrag gegen den sechsten Sinn. Arch. f. Ohrenheilkunde. Bd. XXXV. S. 161—177.
28. — 99, Wie steht es mit der Statocysten-Hypothese? PFLÜGERS Archiv. Bd. LXXIV. S. 22—42.
29. F. HOPPE-SEYLERS Handbuch der physiologisch- und pathologisch-chemischen Analyse, bearb. von H. THIERFELDER, 03, 7. Aufl. Berlin.
30. P. ILYIN, 00, Das Gehörbläschen als Gleichgewichtsorgan bei den Pterotracheidae. Centralbl. f. Physiol. Bd. XIII. S. 691—694.
31. — 01, Dasselbe, im Physiologiste russe. Vol. II. S. 19—34.
32. A. KREIDL, 92, Weitere Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinthes. II. Versuche an Krebsen. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch., math.-naturw. Klasse. Bd. CII, H. 1, Abt. 3, S. 149—174.
33. LEE u. MAYER, 01, Grundzüge der mikroskopischen Technik. 2. Aufl.
34. O. LEHMANN, 06, Flüssige Kristalle und die Theorien des Lebens. Vortrag. Leipzig, J. A. Barth.
35. R. LEUCKART, 54, Zoolog. Untersuchungen. Heft III.
36. F. LEYDIG, 63, Anat. Bemerkungen über Carinaria, Firola und Amphicora. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III. S. 325—332.
37. — 71, Über das Gehörorgan der Gastropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VII. S. 202—218.
38. W. v. NATHUSIUS, 90, Untersuchungen über die HARTINGschen Körperchen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIX. S. 602—648.
39. W. POLOWZOWA, 03, Über contractile Fasern in einer Flimmerepithelart und ihre funktionelle Bedeutung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXIII. S. 365—388.
40. A. PÜTTER, 04, Die Flimmerbewegung. Ergebnisse der Physiol. II. Abt. II. Jahrg. S. 1—102.

41. J. RANKE, 75, Der Gehörvorgang und das Gehörorgan bei Pterotrachea. Zeitschr. f. wiss. Zool. Supplement zu Bd. XXV. S. 77—102.
42. — 76, Das akustische Organ im Ohre der Pterotrachea (Erwiderung an CLAUS). Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. S. 565—569.
43. G. RETZIUS, 01, Zur Kenntnis des Gehörorganes von Pterotrachea. Biol. Untersuchungen. (2) 10. S. 34—36.
44. K. C. SCHNEIDER, 02, Vergleichende Histologie. Jena, G. Fischer.
45. A. SCHUBERG, 03, Untersuchungen über Zellverbindungen. I. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXIV.
46. B. SOLGER, 99, Zur Kenntnis des Gehörorgans von Pterotrachea. Schriften d. Naturf. Gesellsch. in Danzig. Neue Folge. Bd. X, Heft 1. S. 65—76.
47. M. VERWORN, 91, Gleichgewicht und Otholithenorgan. PFLÜGERS Archiv. Bd. L, S. 423—472.

Erklärung der Abbildungen.

Bezeichnungen:

A, Auge;
a^l, Bahn des gleichseitigen Statocystentonus, in der linken Cerebropedalcommissur verlaufend;
a^r, id. in der rechten Commissur verlaufend;
ah, äußere Haut;
am, Muskel an der Basis des Auges;
bgz, Bindegewebszüge;
bk, Basalkörnchen;
C, Cilien;
c^l, Bahn des Cerebraltonus, in der linken Commissur verlaufend;
c^r, id. in der rechten Commissur verlaufend;
ccb, Commissura cerebro-buccalis;
ccp, Commissura cerebro-pedalis;
cr, Crusta;
cu, Cuticula;
d, dickes Staticusbündel im Gangl.
e, Einschnürung des Nervus staticus.
ef, Fäden in den vier Pericentralzellen;
f, plasmatische Fortsätze der Pericentralzellen;
fbr, Fibrillen in dem Nervenausläufer;
fe, frei endigender Fortsatz der Wimperborstenzellen;
ff, feine Fäden in d. Wimperborstenzellen;
Fl, Flächenschnitt;
fr, freie Enden der Sinneshaare;
fs, feines Staticusbündel im Cerebralganglion;
G, Cerebralganglion;
g, Schichtengruppe im Statolithen;
gg, Grenzen der Schichtengruppen;
h, hintere Partie des Kopfganglions;
hdn, hinterer dorsaler Nerv;
hh, heller Hof um das Polster in den Wimperborstenzellen;
hk, Hüllkapsel der Statocyste;
hls, hinterer Lateralstrang;
hvn, hinterer ventraler Nerv;
i^l, Bahn des gekreuzten Statocystentonus, in der linken Commissur verlaufend;
i^r, id. in der rechten Commissur;
k, Zellkerne;
km, Hohlkämmerchen;
kn, knopfartige Verdickungen der Enden des Medianstranges;
L, Längsschnitt;
l, linke Körperseite;
ld, lateral-dorsale Zellanhäufung im Cerebralganglion;
lm, Lumen der Statocyste;
ln, feiner lateraler Nerv;

ls, Augenlinse;
lz, Zellen der Lateralstränge;
M, Macula;
md, morphologisch-dorsale Portion des Kopfganglions;
ml, seitliche Körpermuskulatur;
ms, Medianstrang;
mz, Zellen des Medianstranges;
n, Nervenfortsatz;
nbo, Nervus basalis oculi;
nd, Nodositäten im Nervenverlaufe;
ndp, Nervus dorsalis proboscidis;
nf, Nervenfasern der Sinneszellen;
nfb, Nervenfasern der Wimperborstenzellen;
nm, Nervenfasermeridiane;
n.opt, Nervus opticus;
ns, Nervenscheide;
n.st, Nervus staticus;
nt, Nervus tentacularis;
nvo, Nervus ventralis oculi;
o, Hohlraum in der Achse der Cylinderplatte der kleinen Sinneszellen;
p, Wimperplatte;
pg, Pedalganglion;
plz, Pflasterzellen;
pr, Polster der Wimperborstenzelle;
pst, peripheres Stück;
pzz, Pericentralzellen;
Q, Querschnitt;
q, intensiv gefärbte Querschnitte der intracellulären Fäden in den Wimperborstenzellen;
r, rechte Körperseite;
S, Statolith;
s, seitliche Portion des Kopfganglions;
sch, Einzelne konzentrische Schicht;
sg, Grenzen der einzelnen Schichten;
st_l, linke Statocyste;
st_r, rechte Statocyste;
stf, sternförmige bindegewebige Bildung, an der sich der vordere Lateralstrang anheftet;
stz, kleine Stützzellen;
sz, kleine Sinneszellen;
ü, von einem Meridian zum andern übertretende Nervenfasern;
up, unterste Partie der Sinneswimpern, in Gallerte eingebettet;
v, vordere Portion des Kopfganglions;
vf, Verbindungsfäden mit andern Wimperborstenzellen;
vls, vorderer Lateralstrang;
vsn, ventraler seitlicher Nerv;
wb, Wimperbüschel der Wimperborstenzellen;
wbz, Wimperborstenzellen;
ww, Wimperwurzeln;
zms, centrale Stücke des Medianstranges;
zp, cylindrische Platte der kleinen Sinneszellen;
zst, centrales Stück;
zw, Zwischenstück;
zz, Centralzelle.

Die Untersuchungen sind sämtlich mit einem Leitzschen Mikroskop ausgeführt worden.

Tafel XX.

Fig. 1—8. Allgemeine Verhältnisse der Heteropoden-Statocyste.

Fig. 1. Allgemeines Aussehen der Statocyste mit Weglassung der accessorischen Organe. Es treten deutlich die sternförmigen Wimperborstenzellen (*wbz*) mit ihren Kernen (*k*) und Polster (*pr*) hervor; sie werden von feinen Nervenfasern (*nfb*), die vom Nerv. staticus kommen, innerviert. Die Zellen stehen untereinander durch Fortsätze in Verbindung. Die helleren Felder zwischen ihnen sind die indifferenten Pflasterzellen (*plz*), deren Kerne sich vom hellen Grunde des flüssigeren Protoplasmaleibes scharf abheben. Von den Meridianzügen der Nervenfasern ist wenig zu sehen. Im Innern der Cyste schwebt der dunkle, hier nicht besonders große Statolith (*S*). *Pterotrachea mutica.* Formol 10 %. Hämalaun. Vergr. 150.

Fig. 2. Statocyste lebend nach vitaler Methylenblaufärbung am ganzen Tiere im Fixiergestell (siehe Textfig. 1) untersucht. Man sieht die vom Nervus staticus (*n.st*) ausstrahlenden Meridianzüge der zur Macula ziehenden Nervenfasern (*nm*); in ihrem Verlauf weisen sie Nodositäten (*nd*) auf; auch von einem zum andern Meridianzug übertretende Fasern (*ü*) sind zu sehen. Der Nerv entspringt von der seitlichen Portion des Ganglions (*s*) und besitzt an der Zustrittsstelle zur Statocyste eine Einschnürung (*e*). Man kann an dem Präparat jede Nervenfaser für sich bis zum Eintritt in das Ganglion verfolgen. *Pterotrachea coronata.* Vergr. 80.

Fig. 3. Ausbreitung des Medianstranges auf der Oberfläche der Statocyste. Von den Strangzellen (*mz*) mit Kernen (*k*) gehen eine Menge feinster, sich reich verästelnder plasmatischer Fortsätze aus, die sich an die bindegewebige Kapselwand mit knopfartigen Verdickungen (*kn*) ansetzen. Von den Epithelzellen sieht man nur die Polster (*pr*) der Wimperborstenzellen mit dem Cilienbüschel (*wb*). *Pterotrachea mutica.* Isoliert und lebend in Seewasser untersucht. Vergr. 335.

Fig. 4. Flächenschnitt der Statocystenwand in der Nähe des Nervenzutrittes. Vom Nerven ist die bindegewebige Nervenscheide (*ns*) angeschnitten; im oberen Teil der Figur (*Q*) ist die Wand der Statocyste quergetroffen, so daß man hier nur die Querschnitte der unter der Hüllkapsel (*hk*) ziehenden Nervenfasern (*nf*) sieht; auch der Kern (*k*) einer Wimperborstenzelle ist sagittal getroffen. Der untere Teil (*Fl*) stellt den eigentlichen Flächenschnitt dar; hier sind die Nervenfasern (*nf*) längsgetroffen. *Pterotrachea coronata.* Formol 10 %. Hämalaun. Vergr. 1500.

Fig. 5. Sagittalschnitt einer ganzen Statocyste. In der Mitte der Macula ist die große sensible Centralzelle (*zz*), von den vier (in der Figur zwei) großen pericentralen Stützzellen (*pzz*) umgeben, die unter der Cuticularplatte (*cu*) eine Plasmaansammlung mit Kern (*k*) besitzen, einen stark vacuolisierten Bau aufweisen und deren Plasma (*f*) ein dichtes, an die Hüllkapsel (*hk*) sich ansetzendes Netzwerk bildet; die Punkte stellen die Querschnitte der Plasmafäden dar. Peripher folgen die kleinen Sinneszellen (*sz*) mit bläschenförmigen Kernen (*k*) und dazwischen spärliche kleine Stützzellen (*stz*) mit stabförmigen, kompakten Kernen (*k*). Hierauf flacht sich das Epithel ab und geht allmählich in die Antimacula über; von dieser sieht man die Wimperbüschel (*wb*) und Kerne (*k*) der Wimperborstenzellen in das Lumen (*lm*) der Statocyste hineinragen. Im obersten Teil der Figur (*) ist ein Stück Wand der Antimacula flach angeschnitten, man sieht hier Kerne (*k*) der Epithelzellen und Nervenfasermeridiane (*nm*). *Pterotrachea coronata.* FLEMMING. Hämatoxylin — VAN GIESON. Vergr. 555.

Fig. 6. Schnitte durch den Nervus staticus. *Q*: Ein Querschnitt: quergeschnittene Nervenfasern (*nf*), umhüllt von der bindegewebigen Nervenscheide (*ns*), dicht unterhalb welcher Kerne (*k*) als Reste der sie erzeugenden Bindegewebszellen sich befinden; auf dem Längsschnitt (*L*) ist das gleiche in andrer Anordnung zu sehen. *Pterotrachea coronata.* Formol 10 %. Hämalaun. Vergr. 555.

Fig. 7. Sagittalschnitt durch die Nervenzutrittsstelle. Man sieht, wie die Nervenscheide (*ns*), unter der sich Kerne (*k*) finden, in die Hüllkapsel der Statocyste (*hk*) übergeht. Auch ist der Übergang der Nervenfasern auf die Statocyste und ihr Verlauf (*nm*) zwischen deren Epithel mit Kernen (*k*) und Hüllkapsel, wie auch einzelne quergetroffene Nervenfasern (*nf*) gut zu sehen. Man sieht

auch eine Wimperborstenzelle mit ihrem Wimperbusch (*wb*). Neben dem Nerven liegt ein Teil des längsgetroffenen Medianstranges (*ms*). *Pterotrachea coronata.* Formol 10 %. Hämalaun. Vergr. 555.

Fig. 8. Vitale Methylenblaufärbung einer ganzen Statocyste. Man sieht die intensiv blau gefärbten Nervenfasern (*nf*), die gegen die Macula (*M*) ziehen und hier in die kleinen Sinneszellen (*sz*) übergehen; in ihrem Verlaufe sind Nodositäten (*nd*), wahrscheinlich postmortale Erscheinungen, anzutreffen. Auch die große Centralzelle (*zz*) ist blau gefärbt. In der Antimacula sind nur die Polster (*pr*) der Wimperborstenzellen gefärbt, von welchen die Wimperborstenbüschel (*wb*) sich erheben. Der Statolith (*S*) schimmert durch. *Pterotrachea coronata.* Isoliert und in Seewasser lebend untersucht. Vergr. 150.

Tafel XXI.

Fig. 9—24. Histologische Verhältnisse der Macula.

Fig. 9—11. Drei Sagittalschnitte durch die Centralzelle (*zz*) und ihre nächste Umgebung. In dieser Zelle selbst sieht man den Kern (*k*) und die sog. Crusta (*cr*) mit darin eingelagerten Basalkörnchen (*bk*), die zelleinwärts mit den Wimperwurzeln (*ww*) in Zusammenhang stehen. Die Zelle bildet an der Basis eine Vorwölbung (*). Es sind auch die Pericentralzellen (*pzz*) zu sehen, bedeckt von einer Cuticula (*cu*), unter welcher sich eine Plasmaanhäufung mit Kern (*k*) befindet, nebst plasmatischen Ausläufern (*f*). *Pterotrachea coronata.* Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 555.

Fig. 12—14. Fortsetzung der Sagittalschnitte durch die Macula. Zwischen den kleinen Sinneszellen (*sz*) mit Kernen (*k*) sieht man die spärlichen kleinen Stützzellen (*stz*) mit kompakten, stabförmigen Kernen (*k*). In den Fortsätzen der Pericentralzellen (*pzz*) sind elastische Fäden (*ef*) differenziert, die einerseits an der Cuticula (*cu*) am Rande der Centralzelle, basalwärts aber an die Hüllkapsel (*hk*) inserieren. *Pterotrachea coronata.* Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 555.

Fig. 15. Totalpräparat der Macula vom Innern der Statocyste aus gesehen. Im Centrum die Centralzelle (*zz*) mit Kern (*k*) und Nervenfortsatz (*nf*), sowie den Sinneshaaren (*C*). Um sie herum liegen die vier großen pericentralen Stützzellen (*pzz*), von welchen in der Zeichnung nur zwei angegeben sind; an jeder von ihnen sieht man eine polygonale cuticulare Platte (*cu*) und darunter die Plasmaanhäufung mit Kern (*k*); von dieser strahlen nach allen Seiten Plasmafäden (*f*) aus bis zwischen die kleinen Sinneszellen (*sz*). Hier und da finden sich auch kleine Stützzellen (*stz*), die hier nur an ihren Kernen erkennbar sind, und die eine Cuticula (*cu*) absondern, welche die Innenwand der Statocyste mit Ausnahme der Stellen, wo die Sinneshaare hindurchtreten, auskleidet. *Pterotrachea coronata.* Flemming. Hämalaun. Vergr. 555.

Fig. 16. Sagittalschnitt durch zwei kleine Sinneszellen (*sz*) in der Nähe der Centralzelle. In diesen Zellen sind die Basalkörnchen (*bk*) und die Wimperwurzeln (*ww*) zu sehen; zwischen ihnen ist auch eine kleine Stützzelle (*stz*) vorhanden, in der man den sehr kompakten stäbchenartigen Kern (*k*) unterscheidet; darüber eine starke Cuticula (*cu*). Im rechten Teile der Zeichnung sieht man plasmatische Fortsätze (*f*) einer Pericentralzelle, und in einem solchen Fortsatz ist eine starke Faser (*ef*) differenziert, die basalwärts in die Hüllkapsel (*hk*)

übergeht. *Pterotrachea coronata.* Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig 17. Ein Querschnitt durch die Macula. Die Centralzelle (*zz*) mit ihrem Kern (*k*) ist allseitig von einem dichten Fadenwerk plasmatischer Ausläufer (*f*) der Pericentralzellen umgeben, von welchen die Plasmaansammlung mit Kern (*k*) einer solchen Zelle (*pzz*) getroffen ist; zwischen ihren Fäden finden sich von Flüssigkeit erfüllte Lücken (*), In einigen der größeren Ausläufer sind elastische Fäden (*ef*) differenziert, die sich bis zwischen die kleinen Sinneszellen (*sz*) mit runden Kernen (*k*) erstrecken. Auch Kerne der spärlichen Stützzellen (*stz*) findet man zwischen den letzteren. *Pterotrachea mutica.* Flemming. Hämatoxylin-Säurefuchsin-Orange. Vergr. 555.

Fig. 18. Sagittalschnitt durch zwei kleine Sinneszellen; man sieht den scharf gefärbten Wimperwurzelkegel (*ww*), dessen Elemente in der Nähe der Basalkörnchen (*bk*) mit je einem dünnen Zwischenstück (*zw*) beginnen. An seiner Spitze biegt der Kegel gegen den Kern um. In dem Sinneswimperbüschel sind drei Abschnitte zu unterscheiden, ein unterster (*up*), wo die Sinneswimpern, schief aufsteigend, gegen die Mitte konvergieren; dann ein mittlerer, die cylindrische Platte (*zp*), wo alle Wimpern miteinander wie verklebt sind und schließlich ein oberster (*fr*), wo sie frei vorragen und beweglich sind, wenn auch in geringem Maße. *Pterotrachea coronata.* Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 19. Sagittalschnitt durch das Centrum der Macula. Die Vorwölbung an der Basis der Centralzelle (*zz*) ist gut ausgeprägt. Auch ihre Crusta (*cr*) mit Basalkörnchen (*bk*) und die Wimperwurzeln (*ww*) sind schön zu sehen An den Pericentralzellen (*pzz*) sieht man deutlich, daß der größte Teil ihres Plasmaleibes direkt unter der Cuticula (*cu*) liegt und hier auch den Kern (*k*) enthält. Der vacuoläre Bau dieser Zellen und ihre plasmatischen Stränge (*f*) sind gut zu erkennen. *Pterotrachea coronata.* Formol. 10 %. Hämalaun. Vergr. 555.

Fig. 20. Querschnitt durch zwei Wimperbüsche der kleinen Sinneszellen. Man erblickt die mittlere cylindrische Platte (*zp*), wo die Haare miteinander verklebt sind, mit einem axialen Hohlraum (*o*). Von der Platte strahlen peripheriewärts schief nach unten die untersten Teile (*up*) der Sinneswimpern aus, deren Enden mit Basalkörnchen (*bk*) in der Crusta (*cr*) zusammenhängen. Auch einige freie Enden (*fr*) sieht man. *Pterotrachea coronata.* Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 21. Sagittalschnitt durch die Centralzelle. Basalkörner (*bk*), von welchen dünne Zwischenstücke (*zw*) abgehen, die in die etwas bauchig angeschwollenen Wimperwurzeln (*ww*) übergehen. Der ganze Wimperwurzelbusch konvergiert zunächst etwas, um basalwärts wieder etwas auseinander zu gehen. Daneben ist das Plasmagerüst (*f*) der Pericentralzellen, die auch mit einer Cuticula (*cu*) ausgerüstet sind, zu sehen. *Pterotrachea coronata.* Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 22. Totalpräparat eines Teiles der Macula von außen, von der basalen Seite aus gesehen. Die Centralzelle (*zz*) mit ihrem Nervenfortsatz (*nf*) hebt sich scharf vom hellen Felde ab, das von den vier Pericentralzellen (*pzz*) und ihrem Plasmagerüst (*f*) gebildet wird; in basalperipheren Fäden dieser Zellen sind straffe Fasern (*ef*) differenziert, die sich bis zwischen die kleinen Sinneszellen (*sz*) erstrecken; spärliche kleine Stützzellen (*stz*), an deren kompakten Kernen

erkennbar, trifft man hier und da. *Pterotrachea coronata.* Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 555.

Fig. 23. Sagittalschnitt durch die Centralzelle (nächster Schnitt nach Fig. 21). Man sieht hier den länglich ovalen Kern (*k*) der Zelle mit einem intensiv gefärbten Nucleolus; der Plasmaleib, besonders aber der Nervenfortsatz (*nf*) weisen einen deutlichen wabig-kämmerigen Bau auf; im letzteren sieht man zwischen den einzelnen Wabenlängsreihen fibrilläre Differenzierungen (*fbr*), die sich ins Zellinnere, unterhalb des Kernes, verfolgen lassen, nicht aber bis in die Nähe der Wimperwurzeln (vgl. Fig. 21). Die Zelle ist vom Plasmagerüst (*f*) der Pericentralzellen umgeben, auch sind in gewissen dieser Plasmafäden straffe Fasern (*ef*) differenziert, die auf dem Präparat längs- wie quergetroffen sind. *Pterotrachea coronata.* Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 24. Tangentialschnitt durch die kleinen Sinneszellen der Macula. Man sieht, daß diese Zellen (*sz*) sich gegenseitig nicht berühren und deshalb cylindrisch bleiben. Eine einzige sog. kleine Stützzelle (*stz*), die einen stark vacuolären Bau besitzt, umgreift allseitig mehrere Sinneszellen und hält sie so voneinander isoliert. Man sieht auch, daß die dem Lumen (*lm*) der Statocyste zugekehrte Epitheloberfläche mit einer Cuticula (*cu*) ausgekleidet ist. *Pterotrachea coronata.* Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin — van Gieson. Vergr. 1500.

Tafel XXII.

Fig. 25—35. Histologische Verhältnisse der Antimacula.

Fig. 25. Totalpräparat eines Stückes der Antimacula vom Lumen der Statocyste aus gesehen. Die sternförmigen Wimperborstenzellen (*wbz*) hängen untereinander durch Fortsätze zusammen. Zwischen diesen Zellen und ihren Fortsätzen liegen die platten Pflasterzellen (*plz*), die ein weniger dichtes Protoplasma und einen scharf umschriebenen Kern (*k*) besitzen. In den Wimperborstenzellen sieht man den Kern (*k*) und das von einem helleren Hof (*hh*) umgebene Polster (*pr*), von dem der Borstenbüschel (*wb*) entspringt. Von allen Seiten im Zelleibe ziehen zu dem Polster Fäden hin, besonders treten dabei die in die Ausläufer der Zellen ziehenden stärkeren Fäden (*vf*) hervor; auch Nervenfortsätze dieser Zellen (*nfb*) und die über die Zellen hinwegziehenden, zu den Sinneszellen der Macula sich begebenden Nervenfasermeridiane (*nm*) sind auf dem Präparate zu sehen. Zwischen den größeren Wimperborstenzellen sind zuweilen auch kleinere mit nur vier Ausläufern versehene anzutreffen (*). *Pterotrachea coronata.* Hermannsche Flüssigkeit. Heidenhains Eisenhämatoxylin Glyzerin. Vergr. 335.

Fig. 26. Eine Stelle des vorigen Präparates (bei †) stärker vergrößert. Eine Wimperborstenzelle (*wbz*) von acht Pflasterzellen (*plz*) umgeben. Der helle Hof (*hh*) um das Polster (*pr*) ist schön zu sehen. Man bemerkt auch, daß die von dem Polster ausstrahlenden feinen Fäden (*ff*), wie auch die Fäden in die Fortsätze (*vf*) den Hof durchsetzen. Die Pflasterzellen (*plz*) haben ein lockeres Plasma und chromatinreichen Kern (*k*). Der Kern der Wimperborstenzelle (*k*) ist kompakter. *Pterotrachea coronata.* Liq. Hermanni. Heidehnains Eisenhämatoxylin. Glyzerin. Vergr. 1500.

Fig. 27. Flächenschnitt einer Wimperborstenzelle mit ihrem Nervenausläufer (*nfb*). Man erkennt hier eine feine radiäre Streifung im Plasma, von fibrillären Differenzierungen (*ff*) herrührend, die alle zum Polster (*pr*) konvergieren. Von diesem erheben sich die Wimperborsten (*wb*); von ihnen sind auf

dem Präparate nur wenige zurückgeblieben, die meisten dagegen abgefallen. Auch drei Pflasterzellen (*plz*) mit ihren Kernen (*k*) sind getroffen. *Pterotrachea coronata.* Formol 10 %. Hämalaun. Vergr. 1500.

Fig. 28. Sagittalschnitt durch eine Wimperborstenzelle. Man sieht, wie die Wimperborsten (*wb*) von einem Polster (*pr*) mit Basalkörnchen (*bk*) entspringen. Von dem Polster strahlen im Zelleib nach allen Seiten Fäden (*ff* und *vf*) aus, die peripheriewärts in die Fortsätze der Zelle übergehen; dort, wo sie durchschnitten sind, erscheinen ihre Querschnitte (*q*) als dunkler gefärbte Punkte. *Pterotrachea coronata.* Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 29. Sagittalschnitt an der Grenze von Macula und Antimacula. Übergangsformen zwischen den kleinen Sinneszellen und den Wimperborstenzellen. Die Gestalt dieser Zellen wird allmählich platter, die Wimperwurzeln (*ww*) divergieren von dem Polster (*pr*) aus, dagegen sind die Wimpern noch relativ kurz und unbeweglich; *k* ist der Kern dieser Zellen. Zwischen die beiden Zellen ist eine Stützzelle (*stz*) mit kompaktem Kern (*k*) eingeschoben; diese bildet eine Cuticula (*cu*), die sich über den größeren Teil des Zellkörpers der linken Sinneszelle erstreckt. Die Hüllkapsel (*hk*) hat sich vom Epithel etwas abgehoben, wohl infolge der Fixierung. *Pterotrachea coronata.* Formol 10 %. Hämalaun. Vergr. 1500.

Fig. 30. Schiefer Flächenschnitt durch eine Wimperborstenzelle. Deutlich sieht man hier, wie die vom Polster (*pr*) ausstrahlenden Fäden (*ff* und *vf*) über den chromatinreichen Kern (*k*) hinwegziehen. Manche von ihnen zeigen knötchenartige Anschwellungen in ihrem Verlauf (*vf*); *wb* sind die Wimperborsten. *Pterotrachea coronata.* Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 31. Flächenschnitt durch eine Wimperborstenzelle. Der helle Hof (*hh*) um das Polster (*pr*) ist sehr deutlich; man bemerkt, daß das Polster aus dichterem wabigen Plasma besteht als das des übrigen Zellleibes. Rechts sind auch Basalkörnchen (*bk*) getroffen. Intensiv haben sich die in die Zellfortsätze ziehenden Fasern (*vf*) gefärbt, die man bis in das Polster verfolgen kann, wo jede von ihnen in Zusammenhang mit einem schwarzgefärbten Körnchen, wahrscheinlich Basalkörnchen, steht. Oben ist der Kern (*k*) einer Pflasterzelle (*plz*) zu sehen. *Pterotrachea coronata.* Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 32. Etwas schief getroffener Flächenschnitt durch eine Wimperborstenzelle. Vom Polster (*pr*) strahlen in großer Menge peripheriewärts feine Fasern (*ff*), sowie auch etwas gröbere in die Zellfortsätze (*vf*) aus. An einigen der letzteren sind Nodositäten zu bemerken; im oberen Fortsatz auch ein etwas geschlängelter Verlauf. Rechts vom Polster sind die Basalkörnchen (*bk*) getroffen. Oben ist der Kern (*k*) einer Pflasterzelle (*plz*). *Pterotrachea coronata.* Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Fig. 33. Flächenschnitt durch eine Wimperborstenzelle. Außer dem Kern (*k*) ist in der Zelle das Polster (*pr*), umgeben von einem hellen Hof (*hh*), zu sehen. Vom Polster strahlen in die Fortsätze intracelluläre Fäden (*vf*) aus. Die feineren Fäden sind schwach gefärbt und daher schwer zu erkennen, verraten aber ihre Anwesenheit durch das streifige Aussehen des Zellleibes. *Pterotrachea coronata.* Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 555.

Fig. 34. Totalpräparat eines Stücks der Antimaculawand, von außen, also basalwärts, gesehen. Man erkennt deutlich, wie sich ein Nervenfaserzug in zwei kleinere (*nm*) spaltet. Im Verlauf der Nervenfasern finden sich Nodositäten (*nd*). Zwischen den Wimperborstenzellen (*wbz*) mit ihren großen Kernen (*k*)

sieht man die helleren Pflasterzellen (*plz*) mit kleineren Kernen (*k*). Deutlich tritt auch der Nervenfortsatz (*nfb*) der Wimperborstenzellen hervor, der sich vom Nervenfasermeridian (*nm*) abspaltet und ebenfalls Nodositäten (*nd*) besitzt. Vom Polster (*pr*) strahlen die intracellulären Fäden (*ff*) allseitig aus. Die Wimperbüschel (*wb*) sind nur undeutlich zu erkennen, weil sie nach unten in das Lumen der Statocyste hineinragen, also unter die Sehebene fallen. *Pterotrachea coronata.* Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 555.

Fig. 35. Totalpräparat eines Stückes der Antimaculawand von außen betrachtet. Eine Wimperborstenzelle (*wbz*) in der Nähe der Macula mit zahlreichen Fortsätzen, umgeben von mehreren Pflasterzellen (*plz*). In der Zelle selbst sieht man ein relativ kleines Polster (*pr*) mit einem hellen Hof (*hh*), daneben den Kern (*k*) mit zwei Nucleolen. Die intracellulären Fadenbildungen sind hier nicht deutlich. Über dem Nervenfortsatz (*nfb*) dieser Zelle, nicht in demselben, sieht man einen sich verästelnden Faden; es ist das centrale Ende eines der zahlreichen Faserzüge des Medianstranges (*zms*); er liegt also außen auf der Hüllkapsel und steht in keiner Beziehung zu der Wimperborstenzelle. Scharf gefärbt ist in dem Präparat eine dicke, über die Zelle hinwegziehende Nervenfaser (*nf*) einer Sinneszelle der Macula. Man trifft in ihrem Verlauf kleinere und größere Nodositäten (*nd*), die selbst aus einer Anzahl kleinerer Kügelchen bestehen. *M* gibt die Richtung der Macula an. *Pterotrachea coronata.* Flemming. Heidenhains Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500.

Tafel XXIII.

Fig. 36—39. Histologische Verhältnisse der Antimacula (Fortsetzung).

Fig. 36. Totalpräparat eines Stückes der Antimaculawand von außen betrachtet. Drei größere und eine kleinere (bei *) Wimperborstenzellen (*wbz*), von Pflasterzellen (*plz*) umgeben. Man sieht auch einen Nervenfasermeridian (*nm*), von welchem sich die Nervenfasern der Wimperborstenzellen (*nfb*) abzweigen; auch sie sind mit Nodositäten (*nd*) besetzt. Der Kern (*k*) ist gegen das Polster, von welchem die zahlreichen, intensiv schwarz gefärbten, intracellulären Fäden (*ff*) ausstrahlen, gebogen. Außer diesen ziehen vom Polster auch etwas stärkere, zuweilen etwas varicöse (Zelle bei †) Fäden (*vf*) in die Fortsätze der Zellen; sie setzen sich, wie es scheint, aus der einen Zelle in die andre fort. Der Nervenfortsatz ist meist von diesen Fäden frei; das ist gut bei der mit † bezeichneten Zelle zu sehen; bei *fe* sieht man einen frei endigenden Fortsatz der Wimperborstenzellen. *Pterotrachea mutica.* Vorvergoldung nach Apáthy. Glyzerin. Vergr. 1500.

Fig. 37. Die mit † bezeichnete Zelle des vorigen Präparates basalwärts eingestellt. Man sieht, wie die Fibrillen (*vf*) zwischen der Zellbasis und dem Kern (*k*) über diesen hinwegziehen. Vergr. 555.

Fig. 38. Dieselbe Zelle. Tubus etwas gesenkt, also dem Lumen der Statocyste nähergerückt: die Fibrillen sind nicht mehr zu sehen, dagegen treten jetzt die Umrisse des Kernes (*k*) deutlicher hervor. Vergr. 555.

Fig. 39. Dieselbe Zelle. Tubus noch mehr gesenkt. Der Brennpunkt des Systems fällt in das Lumen der Statocyste, daher sehen die Zellumrisse verschwommen aus; scharf tritt jetzt dagegen der optische Durchschnitt des Wimperborstenbüschels (*wb*) hervor. Die drei letzten Abbildungen beweisen, daß die Fibrillen (*vf* und *ff*) wirklich selbständige intracelluläre Bildungen, nicht etwa flachangedrückte Wimperborsten sind. Vergr. 555.

Fig. 40—45. Accessorische Organe der Statocyste.

Fig. 40. Eine ganze Statocyste von der Seite betrachtet. Man sieht die vom Nerven (*n.st*) ausstrahlenden Nervenfasermeridiane (*nm*), wie auch die Wimperborstenzellen (*wbz*) mit ihren Nervenfortsätzen (*nfb*). Die hellen Felder dazwischen sind von Pflasterzellen (*plz*) eingenommen. Die cystoproximalen Enden der bindegewebigen Lateralstrangzellen (*lz*) setzen sich alle an einer Stelle der Hüllkapsel an. *Pterotrachea coronata.* Liq. PERENYI. HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin. Glyzerin. Vergr. 150.

Fig. 41. Eine ganze Statocyste von der Seite betrachtet. Dasselbe Präparat wie in Taf. XX, Fig. 1, nur ist es außerhalb der Statocyste auf die zu ihr ziehenden Zellen der Lateralstränge (*vls* und *hls*) eingestellt. Der vordere Strang (*vls*) setzt sich cystodistal in die sternförmige bindegewebige Bildung (*stf*) fort, von der in der Zeichnung nur ein Teil zu sehen ist. Infolge dieser Einstellung ist das Bild der Statocyste selbst, wie des Statolithen (*S*), verschwommen; die unklaren dunkleren Stellen (*wb*) sind die durchschimmernden Wimperbüschel der Wimperborstenzellen. *Pterotrachea mutica.* Formol 10 %. Hämalaun. Vergr. 150.

Fig. 42. Die linke Statocyste und ihre Umgebung in der Nähe des linken Auges (*A*) von der Dorsalseite und etwas von vorn gesehen. Man sieht die Macula (*M*), den Medianstrang (*ms*) und den vorderen (*vls*), wie den hinteren Lateralstrang (*hls*). Neben dem Nervus staticus (*n.st*) zieht der feine Nervus basalis oculi (*nbo*) an der Statocyste vorbei, spaltet sich hierauf in drei Äste, die sich sämtlich zur Körpermuskulatur (*ml*) in der Nähe des Auges begeben. *Pterotrachea mutica.* Lebend im Fixiergestell untersucht. Vergr. 60.

Fig. 43. Kreuzungsstelle des Nervus staticus mit dem Nerv. bas. oculi (*nbo*). Man sieht, wie sich ein Bündel aus dem centralen Stück (*zst*) des Nerv. stat. in den peripheren Teil (*pst*) des Nerv. bas. oc. begibt, auch umgekehrt ein Bündel aus dem centralen Stück des Nerv. bas. oc. (*zst*) in das periphere Stück (*pst*) des Nerv. stat. *Pterotrachea coronata.* Isoliert und lebend von der Ventralseite aus betrachtet. Vergr. 335.

Fig. 44. Die rechte Statocyste und ihre accessorischen Organe in situ von der Ventralseite aus betrachtet. Man sieht die Macula (*M*) und die Wimperborstenbüschel (*wb*) in der Antimacula. Neben dem Nervus staticus (*n.st*) zieht der Nervus basalis oculi (*nbo*). Von medianwärts kommt der Medianstrang (*ms*) und geht in der Nähe der Statocyste in die Medianstrangzellen (*mz*) über, die weiter zur Hüllkapsel eine Menge feinster Ausläufer schicken. Lateral setzen sich der hintere (*hls*) wie der vordere (*vls*) Lateralstrang an, die selbst stark ausgezogene Zellen darstellen und etwa in der Mitte ihres Verlaufes eine spindelförmige Anschwellung (*lz*) mit Kern aufweisen. *Pterotrachea coronata.* Lebend im Fixiergestell untersucht. Vergr. 60.

Fig. 45. Peripheres Ende des hinteren Lateralstranges (*hls*). Man sieht wie es sich wiederholt teilt und wie die so gebildeten feinen Fortsätze sich zwischen die Fasern der Körpermuskulatur (*ml*) einschieben. *Pterotrachea coronata.* Isoliert und lebend betrachtet. Vergr. 335.

Tafel XXIV.

Schema 1. Schema des Faserverlaufs im Cerebralganglion von der Ventralseite betrachtet. *ccb* (violett), Cerebrobuccalcommissur; *ccp* (rot), Cerebro-

